

5855
décembre 1973
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



Tome IV

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Adresser les cotisations à M. le Trésorier de la Société d'Ecologie
61, rue de Buffon, 75005 PARIS
C.C.P. Société Française d'Ecologie 30.279-62 LA SOURCE
Cotisation 1973 : 50 francs et 100 francs pour les collectivités

Bureau :

Président : Georges LEMÉE, Laboratoire d'Ecologie végétale, Faculté des Sciences, Orsay (Essonne).

Vice-Président : Pierre JOURDHEUIL, Station de Recherches de lutte biologique, 37, boulevard du Cap, 06 - Antibes.

Secrétaire Général : Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, Brunoy (Essonne).

Secrétaire Générale adjointe : M^{me} Germaine RICOU, Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, Rouen (Seine-Maritime).

Trésorier : Jean-Marie TURMEL, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, Paris 5^e.

Conseil :

AMANIEU Michel, Maître de Conférences, Faculté des Sciences, place Eugène Bataillon, 34 - Montpellier.

BELLAN Gérard, Chargé de Recherches au C.N.R.S., Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13 - Marseille.

BINET Paul, Professeur à la Faculté des Sciences, Laboratoire de Physiologie Végétale, 14 - Caen.

BOUCHÉ Marcel, Chargé de Recherches à l'I.N.R.A., 7, avenue du Cromois, 21 - Quétigny.

BOVARD Pierre, Chef de la Station radioécologie du C.E.A., 42, rue de la République, Esquevilly (Yvelines).

BROSSET André, Maître de Recherches au C.N.R.S., Laboratoire d'Ecologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91 - Brunoy.

CERCEAU Didier, Ingénieur Agronome (ENSAT), 8, avenue de Valenton, 94 - Villeneuve-Saint-Georges.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE Claude, Directeur du Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National, 4, avenue du Petit Château, 91 - Brunoy, Directeur du Laboratoire Souterrain du C.N.R.S., 09 - Moulis.

GIUDICELLI Jean, Maître de Conférences, Faculté des Sciences Saint-Jérôme, Laboratoire de Zoologie, Traverse de la Barasse, 13 - Marseille (13^e).

GOUNOT Anne, Maître de Conférences, Faculté des Sciences de Lyon, Laboratoire de Biologie Végétale, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69 - Villeurbanne.

JOURDHEUIL Pierre, Directeur de la Station de Recherches de lutte biologique et de zoologie, 37, boulevard du Cap, 06 - Antibes.

LAUBIER Lucien, Conseiller scientifique au CNEOX, B. P. 337, 29 N - Brest.

LEMÉE Georges, Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay, 6, avenue Garennière, 94 - Fresnes.

LOSSAINT Paul, Directeur de Recherches au C.N.R.S., Résidence « Blanche Colombe » (D), chemin des Sorbes, 34 - Montpellier.

MARTINAT Michel, Architecte-urbaniste, 13-17, rue Lucien Perquel, 95 - Montmorency.

MOREL Pierre, Vétérinaire-Inspecteur de la Coopération, 10, rue Pierre Curie, 94 - Maison-Alfort.

DE PARCEVAUX Sané, Maître de Recherches à l'I.N.R.A., 51, boulevard de Glatigny, 78 - Versailles.

RAMADE François, Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay.

RICOU Germaine, Maître de Recherches à l'I.N.R.A., 5, rue Paul Lambard, 76 - Grand-Quevilly.

RIoux Jean-Antoine, Professeur à la Faculté de Médecine, 18, rue Foch, 34 - Montpellier.

ROUGIER Gabriel, Professeur à la Sorbonne, 10, avenue du Docteur Roux, 75 - Paris (15^e).

SAUVAGE Charles, Vice-Président de l'Association Internationale d'Ecologie, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier, route des Matelles, 34 - Saint-Gély-du-Fesc.

TURMEL Jean-Marie, Maître de Conférences, 1, square Lagarde, 75 - Paris (5^e).

WAUTIER Jacques, Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon, 164, rue Louis Becker, 69 - Villeurbanne.

Membres étrangers du bureau :

Professeur DUVIGNEAUD, Centre National d'Ecologie générale, 28, avenue Paul Heger, Bruxelles (Belgique).

Professeur SACCHI, Istituto di Zoologia, Palazzo Botta, 21.000, Pavie (Italie).

M. MARGALEF, Cons. Sup. de Invest. Pesqueiras, Universidad de Barcelona, Barcelona (Espagne).

Professeur GIACOMINI, Ordinario di Botanica, Università di Roma (Italie).

Professeur STUGREN, Catedra de Biologie, Universitatea « Babes Bolyan », Str. Clinicilor 5-7 Cluj (Roumanie).

décembre 1973
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOMMAIRE

NOTES

1. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

2. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

3. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

4. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

5. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

6. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

RECHERCHES

7. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

8. CHASSE — Note de J. Chasse sur le rôle de l'écologie dans
la compréhension des problèmes liés à la chasse. 10

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Secrétariat général

4, Avenue du Petit-Château
91800 BRUNOY, Essonne (France)

Publié avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique

Tome IV



BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Fascicule 4

SOMMAIRE

Articles originaux

- C. CAZAUX. — Cycle et distribution des larves de Polychètes; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du Bassin d'Arcachon 257
- C. CHARARAS. — Recherches écophysiologiques sur les *Cryphalus*, Coléoptères Scolytidae parasites spécifiques des Conifères 277
- A. LAURIAT. — Interprétation d'un dépôt coquillier d'âge récent sur la plage des Baronnets près le Grau du Roi 289
- J. VOVELLE, L. CABIOCH et P. LE GALL. — Rapports du Polychète tubicole *Lagis koreni* Malmgren avec son sédiment, d'après quelques récoltes normandes 297
- J. F. PONGE. — Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude des variations annuelles dans les populations de microarthropodes 319
- Y. COINEAU. — Les Caeculidae (Acarions Prostigmates). Quelques aspects de leurs particularités éco-éthologiques 329
- C. EMIG. — Ecologie des Phoronidiens 339

Résumés de thèses

- M. BOUKHRIS. — Recherches écologiques et physiologiques sur les plantes gypsophiles de Tunisie 365
- L. MARTINET. — Recherches sur les causes de la variabilité annuelle des populations du campagnol des champs *Microtus arvalis* 366
- O. PERNOT-VISENTIN. — Les Tabanidae (Diptera) du Haut Doubs. Etude des liaisons écofaunistiques sur des bases chorologiques et phénologiques 367
- F. ATHIAS. — Etude quantitative du peuplement en microarthropodes du sol d'une savane de Côte d'Ivoire 370
- Analyses d'ouvrages 373
- Informations 387
- Activités de la Société 391

CYCLE ET DISTRIBUTION DES LARVES DE POLYCHÈTES; CARACTÈRES DU MÉROPLANKTON DES DIFFÉRENTS TYPES DE MASSES D'EAUX DU BASSIN D'ARCACHON

par C. CAZAUX

Institut Universitaire de Biologie marine, 33120-Arcachon, Gironde

RÉSUMÉ

L'étude du cycle annuel des larves pélagiques de Polychètes a été entreprise en quatre stations du Bassin d'Arcachon plus ou moins éloignées de son ouverture sur l'océan. Grâce à des pêches régulières de plancton les larves ont été déterminées et dénombrées dans chaque prélèvement, les durées des différentes périodes larvaires spécifiques ont pu être précisées. L'analyse de l'abondance moyenne mensuelle globale larvaire a été effectuée dans les quatre stations permettant de définir les périodes d'abondance maximale, différentes selon les lieux de prélèvement, et de connaître les espèces responsables de ces variations quantitatives. Les obser-

vations portant sur l'évolution mensuelle du nombre des espèces ont permis de mettre en évidence les périodes de reproduction optimales dans chacune des stations. Un certain nombre d'espèces ont été définies, dans les différentes populations méroplanctoniques du Bassin, comme caractéristiques de contingents larvaires dépendant nettement des types de masses d'eaux considérés. Ces observations révèlent l'existence d'un méroplancton annélidien propre à la zone interne du Bassin, plus riche en espèces et en individus que celui des eaux de type océanique de la même région.

SUMMARY

The study of the annual cycle of the pelagic larvae of Polychaetes in the Bassin d'Arcachon was undertaken at four stations at different distances from the Ocean mouth. Regular collections of plankton were made, and for each sample the larvae were identified and counted. The duration of all the different larval species in the plankton have been stated. The analysis of the monthly mean total abundance of larvae was carried out for the four stations, permitting the definition of the periods of maximal abundance which differ according to the origin of the samples, and also showing the species

responsible for these quantitative variations. The optimum periods of reproduction at each station were shown by an analysis of the monthly variation of species numbers. A certain number of species, in the various meroplanktonic populations of the Bassin, were classified as characteristic of larval groups which clearly depend on the various categories of water masses considered. These observations reveal in the Bassin the existence of an annelid meroplankton specific to the inner area, richer in species and more abundant in larvae than the oceanic area.

Jusqu'à ces dernières années l'étude du plancton du Bassin d'Arcachon n'avait fait l'objet que de quelques travaux, d'une part, pour le phytoplancton, ceux de BERGON (1902), PERAGALLO (1908), BORDE (1938), LUBET (1955), KÖNIG (1959) et LABROUCHE (1962), d'autre part de LUBET (1953) pour le zooplancton. Seuls LUBET et LABROUCHE ont effectué des observations sur les cycles et la distribution planctoniques dans cette zone.

Les travaux concernant le méroplancton de la région arcachonnaise, principalement le méroplancton annélien, étaient encore plus rares puisque seule la note de LUBET (1953), sur les variations saisonnières du zooplancton du Bassin, consacrait quelques lignes à l'étude des larves. L'auteur récolta en mars-avril divers stades larvaires d'Aphroditidae et de Spionidae qu'il ne put identifier avec plus de précision, de *Nephtys*, *Glycera*, *Sabellaria* et *Pectinaria*, principalement en mai-juin. Il signalait également d'abondantes récoltes de larves de *Nereis diversicolor*, mais il ne pouvait s'agir que de stades entraînés par de forts courants car les trochophores et métatrochophores de cette espèce s'écartent peu de la galerie des adultes (CAZAUX, 1969). Cet échantillonnage était incomplet puisque près de 150 espèces de Polychètes vivent dans le Bassin (DAVANT et SALVAT, 1961; BOISSEAU, 1962; AMANIEU et CAZAUX, 1963, 1964, 1965; CAZAUX et LABOURG, 1971 et 1973).

Il faut considérer que l'étude des cycles larvaires des Polychètes est rendue particulièrement ardue par les difficultés de détermination. Il est en effet indispensable de posséder des connaissances précises sur la morphologie des divers stades larvaires qui, pour une même espèce, peuvent varier à tel point que l'identification d'un stade ne permet pas toujours l'identification du stade suivant. La fragilité des larves, leur dispersion spatiale et saisonnière, la brièveté de certaines périodes larvaires, les changements écologiques profond survenant avec la métamorphose, la diversité des formes et les difficultés d'élevage ne facilitent pas la détermination. Souvent seul le nom de genre a pu être attribué aux échantillons larvaires, quand ne se sont pas glissés des erreurs sur des

exemplaires uniques abimés par les manipulations ou déformés par la fixation.

Actuellement quelques travaux permettent d'identifier un certain nombre de larves de Polychètes, parmi lesquels on peut citer ceux de HERPIN (1925), THORSON (1946), HANNERZ (1956), RASMUSSEN (1956), CAZAUX (1970), BHAUD (1971), qui ont comparé les développements et les formes larvaires d'un nombre d'espèces relativement important et tenté quelquefois d'établir des clés de détermination, en s'attachant aux aspects systématiques, morphologiques et éthologiques, ainsi que de nombreuses autres publications d'auteurs qui ne pourraient être tous cités ici, mais dont la contribution comble peu à peu les lacunes importantes qui persistent dans le domaine de la connaissance des larves de Polychètes. Grâce à ces travaux, de nombreux stades pélagiques peuvent actuellement être déterminés avec précision et l'étude du cycle annuel de la population méroplanctonique du Bassin d'Arcachon a pu être entreprise.

Le Bassin d'Arcachon (fig. 1) est une baie dont la communication avec l'océan se fait par un couloir relativement étroit (2,5 km dans sa partie la plus rétrécie), allongé et sinueux, encombré de bancs de sables instables, mais charriant au rythme des marées d'importantes masses d'eaux (près de 400 millions de mètres cubes pour une marée de vives-eaux), dont la majeure partie s'écoule par un chenal dépassant 22 m de profondeur par endroits. Il découvre aux trois quarts à marée basse (AMANIEU, 1967; Bouchet, 1968) et abrite au fond de ses chenaux, sur divers substrats durs, fonds coquilliers et enrochements artificiels et sur des plages sableuses, sablo-vaseuses ou vaseuses, une riche faune de Polychètes dont la distribution se fait en fonction de l'exposition aux courants de marée, aux vagues et sous l'influence d'un gradient de salinité, dont l'amplitude est importante, puisqu'elle passe des conditions océaniques stables de la zone sud-ouest aux conditions très instables des zones est et nord-est très abritées, où la salinité varie beaucoup en un même point; à Lège, AMANIEU (1967) observe en effet une salinité de 2 g/l à marée basse et de 29 g/l à marée haute. L'influence de ces facteurs écologiques variables, dans les limites

relativement étroites du Bassin, se fait nettement ressentir sur la maturation, la ponte, la vie larvaire, la distribution et la fixation des larves à la fin de la métamorphose.

PRÉLÈVEMENT DES ÉCHANTILLONS. STATIONS DE PRÉLÈVEMENTS (Fig. 1).

Les prélèvements furent effectués horizontalement à l'aide d'un filet de type Nansen (longueur 3 m; diamètre 70 cm; 3 mailles : 300, 200 et 90 μ). Il est certain que les filets ne permettent pas, comme le fait remarquer Travers (1972), une étude quantitative très précise du plancton surtout pour les organismes de l'ultra et du nanoplancton ainsi que ceux appartenant aux petites catégories dimensionnelles du microplancton; cependant l'étude du cycle annuel du méroplancton, de la présence de larves relativement grosses comme celles de Polychètes ainsi que la détermination des périodes de reproduction des différentes espèces passant par le plancton peuvent être menées convenablement par ce moyen; cette méthode permet, comme le souligne BHAUD (1972), une approche intéressante des problèmes tels que l'étude des périodes larvaires spécifiques, du nombre des générations et de la vitesse de croissance, problèmes qui ne peuvent être abordés que lorsqu'on connaît suffisamment les époques de présence larvaire et les influences écologiques sur la distribution de ces larves et quand on peut facilement identifier les larves elles-mêmes.

Les traits horizontaux d'une durée de 10 minutes — certains ramènent cette durée à 5 minutes (GUÉRIN, 1973) — furent effectués à une profondeur de 4 à 5 mètres. Cette profondeur apparaît à Arcachon comme la plus riche en larves en raison des forts courants de marée et des remous qui agitent l'eau du Bassin, de la faible profondeur des chenaux, qui rendent le plancton homogène, sans qu'aucune stratification ne puisse s'établir, les stades proches de la phase benthique se trouvant jusqu'à la surface, mélangés aux stades pélagiques, dont les individus peuvent se récolter jusqu'au fond. D'autre part, les

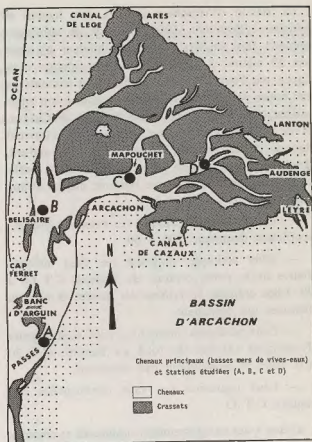


FIG. 1. — Bassin d'Arcachon. Carte des chenaux principaux et des grassats à basse mer. Emplacement des stations étudiées A, B, C et D.

échantillonnages profonds se révèlent souvent moins complets car le pouvoir de filtration du filet est perturbé par la vase et les débris organiques mis en suspension quand la surface est agitée. Le maintien à la profondeur désirée fut obtenu grâce à un dispositif simple : la patte d'oie du filet, lestée, était reliée par un câble de longueur adéquate à un flotteur de surface.

Les récoltes furent effectuées en 4 stations A, B, C et D (Fig. 1) choisies tant pour leurs caractéristiques hydrologiques que pour leurs facilités d'accès par n'importe quel temps et pour tous coefficients de marée.

Le Bassin d'Arcachon, « à la fois lagune et estuaire » (BOUCHET, 1968), possède de nombreux chenaux très ramifiés dont la profondeur n'excède pas 25 mètres; il reçoit d'importants apports néritiques, par l'ouverture des passes, et est alimenté en eau douce par l'Eyre, rivière débouchant à son angle sud-est, ainsi que par les canaux de Lège, de Cazaux, et de nombreux ruisseaux forestiers qui s'ouvrent dans sa partie intérieure sur ses côtes est et sud-est. BOUCHET (1970) définit grâce au calcul d'un coefficient thermique, les différents types de masses d'eaux rencontrées dans le Bassin :

— Eaux néritiques externes (= eaux océaniques); coefficient thermique 100 à 60.

— Eaux néritiques moyenne (= eaux intermédiaires de la partie centrale du Bassin); C.T. 60 à 20. Elles oscillent au rythme des marées et ne sont évacuées que lentement.

— Eaux néritiques internes (= eaux continentales dynamiques marines du fond du Bassin); C.T. 20 à 0. Elles se renouvellent très lentement.

— Eaux lagunaires (= eaux continentales stationnaires); C.T. 0.

Grâce à des enregistrements simultanés et continus de la température et de la salinité cet auteur définit l'évolution de ces masses d'eaux et dresse une carte établissant leur répartition et leur « qualité » moyennes au cours de l'année.

La station A se situe à l'embouchure même du Bassin, au sud du Banc d'Arguin, au dessus de fonds de 21 m, elle est soumise nettement aux influences océaniques externes.

La station B, au large de la jetée de Bélisaire (Cap-Ferret), au-dessus de fonds de 12 m à basse-mer, est baignée le plus souvent par des eaux de mélange entre les eaux néritiques externes et moyennes. Les biocénoses benthiques de la station B sont de type semi-abrité, plus riches en espèces de Polychètes que celles de la station A.

La station C, se situe au niveau des eaux néritiques moyennes; il s'agit de l'embouchure du chenal de Mapouchet, au-dessus de fonds de 8 m à basse-mer.

Enfin la station D, à l'embouchure du chenal d'Audenge, correspond à la limite entre les eaux néritiques moyennes et internes. La profondeur, réduite à cet endroit, ne dépasse pas 5 m aux basses-mers de vives-eaux.

La périodicité des prélèvements fut de une pêche par semaine pour les stations B, C et D et une pêche par quinzaine pour la station A, à la même heure de la mi-journée chaque fois, et un même coefficient de marée pour A.

A. EVOLUTION DE L'ABONDANCE MOYENNE MENSUELLE GLOBALE DES LARVES DE POLYCHÈTES AU COURS D'UN CYCLE ANNUEL DANS LES QUATRE STATIONS A, B, C ET D

Il s'agit de la moyenne mensuelle de l'ensemble des larves récoltées à chaque sortie de pêche effectuée avec le même matériel et dans les mêmes conditions (durée 10 minutes). Toutes les autres expressions quantitatives exposées dans ce travail ont été établies de la même manière.

1. Station A (Tableau 1 et Fig. 2).

Octobre à janvier : Le méroplancton hivernal est pauvre en larves de Polychètes. L'abondance la plus élevée s'observe chez quelques familles : celles des Aphroditidae, des Spionidae et des Terebellidae. Les stades récoltés appartiennent aux espèces à reproduction péranuelle, comme *Laonice cirrata*, *Spiophanes bombyx*, *Microspio mecznikowianus*, *Mage-lona papillicornis*, *Sabellaria alveolata* et *spimulosa*, *Pectinaria* sp. et *Lanice conchilega*. On rencontre aussi certaines espèces à reproduction hivernale et déjà quelques stades printaniers, beaucoup plus nombreux en B.

Février à avril : C'est la période d'abondance larvaire maximale. Les stades récoltés sont particulièrement nombreux pour les Aphroditidae (*Harmothoe imbricata*, *Lagisca extenuata* principalement) des Nephtyidae (*Nephtys hombergii*), des Spionidae (*Ne-*

TABLEAU I

Espèces récoltées à l'état larvaire durant un cycle annuel, dans le plancton de la station A. Nombres moyens mensuels de larves de chaque espèce pour des traits de 10 minutes. Chaque croix exprime une présence larvaire moyenne inférieure à 1 individu

Station A

Espèces récoltées	Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Lepidonotus clava</i>							40			10			
<i>Harmothoe longisetis</i>		67	61										
<i>Harmothoe imbricata</i>		+	5	85									
<i>Halosydna gelatinosa</i>				5									
<i>Lagisca extenuata</i>		+	290	45	+	+							
<i>Sthenelais boa</i>		11	38	80	9	11	5	5	6				
Autres Aphroditidae		8		34	50	35	10	22	176		13	21	2
Amphunomidae				10	8								
Rostraria		1											
<i>Phyllodoce mucosa</i>		+	16	8	6	3	+		25	12		2	3
<i>Phyllodoce</i> sp.		9						4	24	13			
<i>Eulalia sanguinea</i>		4	15				7			27			
<i>Praegeria remota</i>					15								
<i>Autolytus prolifer</i> (Saccanereis)												1	
<i>Syllis variegata</i>												1	2
<i>Nephtys hombergii</i>		10	397	324	40	80	7	6	3				
<i>Glycera convoluta</i>		2	55	14	11	+							
<i>Goniada emerita</i>			109										
<i>Lumbrineris impatiens</i>			10	12	175	90						4	24
<i>Diopatra neapolitana</i>													
<i>Nerinides cantabra</i>		69											
<i>Nerinides tridentata</i>						15							
<i>Nerine cirratulus</i>		3				16	7	10	27	21	5	4	9
<i>Nerine</i> sp. I.		5	1133	81									
<i>Laonice cirrata</i>		1	10	12	15	19	11	32	39	23	21	11	
<i>Aonides oxycephala</i>				85	160	25							
<i>Aonides paucibranchiata</i>		7	8	+									
<i>Spiophanes bombyx</i>		26	1096	18	5	70	25	31	84	183	15	45	24
<i>Spiophanes kroyeri</i>		10											
<i>Prionospio malmgreni</i>							7	7	33	19	18	15	
<i>Scoelepis fuliginosa</i>			9	3	6	8							
<i>Spio filicornis</i>		13	69	35					45				
<i>Microspio mecznikowianus</i>		24	147	20	10	117	71	61	263	1328	151	11	
<i>Polydora hoplura</i>			10			45		7	5	90	35	5	4
<i>Polydora pulchra</i>				2		20		6	5	144	81	50	9
<i>Poecilochaetus serpens</i>			30	27	30	39	427	261	216	142	19		
<i>Magelona papillicornis</i>		18	246	186	118	137	85	7	13	9	1	15	
<i>Chaetopterus variopedatus</i>										51	8	2	
<i>Spirochaetopterus typicus</i>								146	288	6			2
<i>Capitella capitata</i>			15		10	288	65	86	95	155	11		
<i>Ophelia bicornis</i>		3			1			15				2	4
Mittraria d' Oweniidae			15	434	300								
<i>Sabellaria alveolata</i>		19	1427	2939	3239	172	7	3	122	716	117	379	15
<i>Sabellaria spinulosa</i>													
<i>Pectinaria</i> sp.		1	23	37	15		260	63	68	12	12	17	9
<i>Janice conchilega</i>		87	226	393	332	1789	1530	1618	1139	635	30	1	
<i>Hydroides norvegica</i>						130	10		12				
Total		398	5460	4889	4555	3109	2574	2390	2688	3623	545	567	129
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D

rine sp. D) (1) et des Sabellariidae. De nombreux stades appartenant à des espèces à développement hivernal et période larvaire courte sont pêchés en février.

Mai à août : l'abondance larvaire passe par un minimum estival. Seules se rencontrent les larves pérannuelles; les larves de printemps ont disparu, les larves hivernales ne se récoltent pas encore. En outre les larves pérannuelles connaissent une diminution d'abondance durant cette période (*Syllidia armata*, *Spiophanes bombyx*, *Magelona papillicornis*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa*, par exemple). Seul le nombre des larves de *Lanice conchilega* connaît un maximum estival.

Septembre : le méroplancton du début de l'automne est marqué par une augmentation du nombre des larves de polychètes dû surtout à une abondance particulière de stades pélagiques de *Spiophanes bombyx*, *Microspio mecznikowianus*, *Poecilochaetus serpens*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa* et *Lanice conchilega*.

2. Station B. (Tableau 2, Fig. 2).

Cette station se révèle comme étant optimale en ce qui concerne le nombre des espèces présentes aux stades larvaires dans le plancton du Bassin puisqu'on y dénombre 60 espèces au cours d'un cycle annuel, une dizaine d'espèces supplémentaires non identifiées n'entrent pas en ligne de compte dans cette analyse.

Novembre à Décembre : C'est la période la plus pauvre en larves, comme dans la station A. Là aussi il s'agit d'espèces à reproduction pérannuelle telles que *Nephtys hombergii*, *Spiophanes bombyx*, *Microspio mecznikowianus*, *Chaetopterus varipodatus*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa*, *Lanice conchilega*,

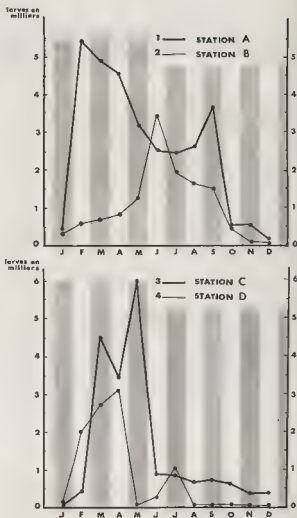


Fig. 2. — Evolution de l'abondance moyenne mensuelle globale des larves de Polychètes au cours d'un cycle annuel dans les quatre stations étudiées exprimée en milliers de larves pour des traits de 10 minutes.

ou à longue période de reproduction, cette saison correspondant à la fin du cycle (ex : *Polydora pulchra*, *Paecilochaetus serpens*) ou encore aux espèces à reproduction hivernale à cycle reproductif court (ex : *Chrysopetalum debile*, *Diopatra neapolitana*) ou à cycle plus long, le début de l'hiver correspondant au début de la saison reproductrice (ex : *Nereis irrorata*, *Nerinides cantabra*).

(1) Les larves de cette espèce, différentes de celles de *Nerine cirratulus*, qui n'avaient pu être rapportées à aucune *Nerine* connue (CAZAUX, 1970), appartiennent peut être à *Nerine mesnili* espèce récemment créée par BELLAN et LAGARDÈRE (1971); *Nerine mesnili* vit sur les plages battues du sud-ouest, au niveau de la partie exondable de l'étage infralittoral. En l'absence de faits plus précis sur le développement de cette espèce le nom de *Nerine* sp. I sera conservé pour les larves de cette forme récoltées dans le plancton du Bassin.

TABLEAU 2

Espèces récoltées à l'état larvaire durant un cycle annuel, dans le plancton de la station B. Nombres moyens mensuels de larves de chaque espèce pour des traits de 10 minutes. Chaque croix exprime une présence larvaire moyenne inférieure à 1 individu

Especies récoltées	Station B											
	Mois : J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Lepidonotus clava</i>			7	1	3	+						
<i>Harmothoe longisetis</i>	4	23	6									
<i>Harmothoe imbricata</i>			7	5								1
<i>Lagisca extenuata</i>			25	60	19	+	1					
<i>Acholoe astericola</i>									+			
<i>Sthenelais boa</i>	2	60	6	3	2	2	4					10
<i>Pholoe synophthalmica</i>		2										
<i>Chrysopetalum debile</i>										+	3	+
Amphinomidae									+	+	+	
<i>Phyllodoce mucosa</i>		65	251	230	111	20	1					
<i>Phyllodoce</i> sp.	1	2	1									1
<i>Eulalia sanguinea</i>			2	3	2	12	31	+	+			
<i>Eteone</i> sp.		3	6	1	2	+						
<i>Syllidia armata</i>						1	8	50	2	1		
<i>Pilargis verrucosa</i>						1						
<i>Autolytus prolifer</i> (Sacconereis)			2	2	2	3	25	1	2	3	+	
<i>Syllis variegata</i> (Stolons ?)							+	2	+			
<i>Nereis virens</i>	15	8								1	1	5
<i>Platynereis dumerilii</i>					+	27	52	79	3	+		
<i>Nephtys hombergii</i>	2	94	52	188	555	17	8	4	10	1	2	
<i>Nephtys</i> sp.						+	3					
<i>Glycera convoluta</i>	+	3	5	3	6	50	2	+				
<i>Goniada emerita</i>		7		+								
<i>Lumbrineris impatiens</i>					10	12	20		+			
<i>Marphysa</i> sp.		2	+	+								
<i>Diopatra neapolitana</i>										5	3	1
<i>Phylo foetida</i>							2	7	1	+		
<i>Scoloplos armiger</i>			1	3								
<i>Nerineis cantabra</i>	1	9	3								2	
<i>Nerine cirratulus</i>	+			+	5		1	4	11	10		
<i>Nerine</i> sp. I		2			3	20	5	4	2	1		
<i>Nerine</i> sp. II (Hannerz, 1956)			4	3	2	3						
<i>Laonice cirrata</i>					1	3		5	8	+		
<i>Aonides oxycephala</i>		1	25	2								2
<i>Aonides paucibranchiata</i>	3	5	+									
<i>Spiothanes bombyx</i>	5	30	10	30	12	55	8	3	6	9	11	2
<i>Spiothanes kroyeri</i>		10	3	1								
<i>Frionospio malmgreni</i>				+	2	5	6	+				
<i>Scolecipis fuliginosa</i>		1	3	37	15	7	3	+		+		
<i>Spio filicornis</i>		4	7	2	+							
<i>Microspio mecznikowianus</i>	5	14	5	16	110	731	207	576	1 074	223	8	1
<i>Pygospio elegans</i>	5	8	11	15	70	5						
<i>Polydora hoplura</i>		17	13	12	36	315	20	10	10	9		
<i>Polydora ciliata</i>												
<i>Polydora puichra</i>	+	2	5	27	60	487	697	544	165	47	2	+
Autres Spionidae		4	7	25	18	23	2	3				

TABLEAU 2 (suite)

Espèces récoltées	Station B												
	Mois : J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
<i>Poecilochaetus serpens</i>		3	2	+	65	812	650	282	100	41	7	+	
<i>Magelona papillicornis</i>	1	34	88	36	23	18	9	2	+				
<i>Chaetopterus varipodatus</i>	1	5	2	+	1	1	1	2	3	5	2	2	
<i>Spiochaetopterus typicus</i>						2	11	3	1	2	2	+	
<i>Capitella capitata</i>			+				7	2	6	2	1		
<i>Heteromastus filiformis</i>				+	12	500	7	2	+				
<i>Notomastus latericeus</i>			+	+		1	2	1	3	5			
<i>Ophelia bicornis</i>			2	4	3	6	1	+					
<i>Arenicola marina</i>									1				
<i>Leiochone clypeata</i>									2	+			
<i>Mittraria d'Owenitidae</i>		13	3	1									
<i>Sabellaria alveolata</i>	160	135	80	4	1	50	11	10	70	70	44	51	
<i>Sabellaria spinulosa</i>													
<i>Pectinaria sp.</i>			2	3	10	5	3	5	28	+			
<i>Lanice conchilega</i>	15	34	12	40	72	285	135	20	15	14	2	10	
<i>Pomatoceros triqueter</i>				3	1	5	+	2					
<i>Spirorbis sp.</i>	+		3	6	+	1							
Total	220	600	661	766	1 234	3 485	1 943	1 623	1 523	449	90	86	
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	

Janvier à février : le nombre de larves augmente légèrement : c'est la période optimale pour les espèces à reproduction hivernale (ex : *Harmothoe longisetis*, *Nereis irrorata*, *Aonides paucibranchiata*). D'autre part les larves pérannuelles sont de plus en plus nombreuses et, déjà, se laissent récolter les premiers stades d'espèces à larves printanières (ex : *Phyllodoce mucosa*, *Eteone sp.*, *Glycera convoluta*, *Scolecipis fuliginosa*).

Mars à avril : Bien que l'abondance larvaire des Polychètes augmente encore légèrement, certaines espèces à reproduction hivernale ne se pêchent plus. On rencontre surtout de nombreux stades de *Lagisca extenuata*, *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, *Spiophanes bombyx* et *Magelona papillicornis*.

Mai à juin : la quantité de larves récoltées s'accroît brusquement et passe par un maximum en juin. La disparition des larves hivernales et de beaucoup de stades printaniers est compensée par le développement des larves d'été, tandis que des espèces pérannuelles passent par une phase intense de reproduction (ex : *Nephtys hombergii*, *Spiophanes bombyx*, *Micro-*

spio mecnikowianus, *Lanice conchilega*). Les espèces à longue période larvaire sont aussi particulièrement abondantes (*Polydora pulchra* et *Poecilochaetus serpens*).

Juillet-août-septembre : l'importance des récoltes diminue lentement après la période d'intense reproduction du début de l'été. On assiste au développement des larves purement estivales comme *Syllis variegata*, *Platynereis dumerilii*, *Phylo foetida*, *Heteromastus filiformis*. Certains stades précoces d'automne se rencontrent en septembre.

Octobre : Le nombre de larves récoltées diminue brusquement en octobre. Cette période est marquée par la disparition des larves estivales et la diminution très sensible du nombre de larves pérannuelles, tandis que les larves d'automne et de saison froide sont encore en faible nombre. La chute de la courbe, en octobre et novembre, traduit le changement brusque des qualités hydrologiques du Bassin : abaissement de la température et début de la période d'intenses variations de la salinité.

3. Station C (Tableau 3; Fig. 2).

La courbe qui traduit l'évolution de l'abondance moyenne mensuelle des larves récoltées à la station C comporte deux maximums, respectivement en mars et en mai. Le premier maximum correspond au développement explosif du nombre de stades pélagiques de *Phyllodoce mucosa* et de *Sabellaria (alveolata et spinulosa)*; celui de mai est dû au grand nombre de larves de *Phyllodoce mucosa* accompagné de l'accroissement considérable des larves de *Nephtys hombergii* et de *Microspio mecnikowianus*. Le deuxième maximum dépasse ceux des courbes numériques des stations A et B. Cependant le nombre total d'espèces récoltées aux stades larvaires dans le plancton de la station C est moindre (41). Il ressort de l'examen du tableau 3 et des courbes quantitatives globale de la figure 2 que les espèces à longue période de reproduction sont présentes dans le plancton de la station C, d'une manière explosive, avec une période raccourcie par rapport à celle observée dans le plancton des stations plus océaniques.

4. Station D (Tab. 4; Fig. 2).

L'irrégularité du nombre moyen mensuel de larves est accrue quand on étudie les récoltes de la station D (tableau 4). Le nombre total d'espèces observées au cours d'une année se réduit à 19; trois de ces espèces *Autolytus prolifer*, *Nereis irrorata* et *Mage-lona papillicornis* peuvent être considérées comme accidentelles, leur présence s'expliquant par les apports dus à des courants de marée particulièrement forts; quatre autres (*Lagisca extenuata*, *Lumbrineris impatiens*, *Spiophanes bombyx*, et *Lanice conchilega*) ne sont récoltées que sporadiquement. Le nombre de larves est élevé au printemps et présente un deuxième maximum en juillet (Fig. 2), ces phases maximales correspondent à l'apparition des stades pélagiques de sept espèces principales, *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, *Microspio mecnikowianus*, *Pygospio elegans*, *Polydora ciliata* et *Sabellaria alveolata et spinulosa*.

B. EVOLUTION SAISONNIÈRE
DU NOMBRE DES ESPÈCES
AU COURS D'UN CYCLE ANNUEL.

Le graphique de la figure 3 représente l'évolution du nombre mensuel d'espèces présentes à l'état larvaire dans le plancton des quatre stations au cours d'un cycle annuel.

1. Station A.

Le graphique fait apparaître une abondance maximale en février. Ce maximum coïncide avec l'abondance larvaire globale la plus importante de l'année en cette même station (Fig. 2). Parmi les familles les mieux représentées on remarque les Aphroditidae, les Nephtyidae, les Glyceridae, les Spionidae, les Magelonidae, les Sabellariidae et les Terebellidae. Le nombre d'espèces diminue ensuite progressivement, mais sans grands écarts, jusqu'à un premier minimum estival en juillet. Un deuxième maximum, moins élevé que celui de février, se manifeste en septembre; l'abondance globale est corrélativement en légère augmentation. La courbe s'abaisse ensuite régulièrement jusqu'à un minimum hivernal bien marqué au mois de décembre; ce minimum est à comparer avec celui de la courbe 1 de la figure 2.

2. Station B.

Le nombre d'espèces s'accroît rapidement de janvier à mars pour passer par un maximum qui se maintient jusqu'en avril et correspond à la présence des larves de printemps. Ces espèces sont nombreuses et sont représentées par un petit nombre d'individus, comme le montre la courbe globale n° 2 (Fig. 2); elles appartiennent notamment aux Aphroditidae, Phyllocodidae et Spionidae; elles sont accompagnées par les espèces pérennelles. L'abaissement de la courbe au mois de mai traduit le passage du groupe des larves de printemps à celui des larves d'été, nombreuses en juin, où l'on enregistre un deuxième maximum qui correspond d'ailleurs avec le maximum

TABLEAU 3

Espèces récoltées à l'état larvaire durant un cycle annuel, dans le plancton de la station C. Nombres moyens mensuels de larves de chaque espèce pour des traits de 10 minutes. Chaque croix exprime une présence larvaire moyenne inférieure à 1 individu.

Espèces récoltées	Station C											
	Mois : J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Lagisca extenuata</i>			3	1	2	+	4				+	1
<i>Sihenelais boa</i>	+	9	6	2	+	1						
<i>Chrysopetalum debile</i>									+	1		
<i>Phyllodoce mucosa</i>	+	75	2 421	2 080	1 836	43	+					
<i>Phyllodoce sp.</i>				+							3	
<i>Eulalia sanguinea</i>		2	13	88	12	6	1					
<i>Syllidia armata</i>								+		10	1	
<i>Autolytus prolifer</i>		+	+		4	14	2					+
<i>Nereis diversicolor</i>			+									
<i>Nereis irrorata</i>		+										
<i>Platynereis dumerilii</i>					1	19	51	45	9			
<i>Nephtys hombergii</i>	1	19	216	16	2 707	12	+		+			
<i>Glycera convoluta</i>	1			5								
<i>Goniada emerita</i>		1										
<i>Lumbrineris impatiens</i>				10	86	+	+					
<i>Diopatra neapolitana</i>									+			
<i>Phylo foetida</i>							1	1		+		
<i>Scoloplos armiger</i>		2	5	3	1							+
<i>Nerine cirratulus</i>								3	+	4		
<i>Nerine sp. I</i>	9	+	+									
<i>Laonice cirrata</i>	+					5	1		+	1	2	
<i>Spiophanes bombyx</i>		2	7	9	3		+	5	4	11	1	+
<i>Spiophanes kroyeri</i>	2		1									1
<i>Scolecopsis fuliginosa</i>			3									
<i>Microspio mecznikowianus</i>		1	10	530	1 035	352	375	463	522	90	7	
<i>Pygospio elegans</i>	6	170	103	509	110							
<i>Polydora hoplura</i>												
<i>Polydora ciliata</i>	+	17	8	71	84	10	199	50	5	1		1
<i>Polydora pulchra</i>			+	78	150	101	60	52	80	33	+	
<i>Poecilochaetus serpens</i>					7	351	114	28	51	5		
<i>Magelona papillicornis</i>	2	3	3	3	6		1	1	2			
<i>Chaetopterus varipodatus</i>							+	2		1		1
<i>Capitella capitata</i>							5		5			
<i>Heteromastus filiformis</i>		4	2				2	3				
<i>Arenicola marina</i>									2			
<i>Leuconchone clypeata</i>										+		
<i>Mistrana d'Oweniidae</i>		+	5	+								
<i>Sabellaria alveolata</i>	23	108	1 704	20	8	3	5	+		512	364	381
<i>Sabellaria spinulosa</i>												
<i>Pectinaria sp.</i>				1				3	2		1	
<i>Laonice conchilega</i>			7	+	3	6	20	8	5	4	3	+
<i>Pomatoceros triqueter</i>	2	3						+	+			
Total	46	416	4 517	3 426	6 055	923	841	664	687	673	382	385
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D

TABLEAU 4

Espèces récoltées à l'état larvaire durant un cycle annuel, dans le plancton de la station D. Nombres moyens mensuels de larves de chaque espèce pour des traits de 10 minutes. Chaque croix exprime une présence larvaire moyenne inférieure à 1 individu

Espèces récoltées	Station D											
	Mois : J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Lagisca extenuata</i>		+	1									+
<i>Phyllodoce mucosa</i>		8	971	41	14							
<i>Autolytus prolifera</i>	+			+					2	+		
<i>Nereis diversicolor</i>		2	+	1								
<i>Nereis virens</i>		+										
<i>Nephtys hombergii</i>		+	72	85	+	178	25		+			
<i>Lumbrineris impatiens</i>				1								
<i>Phylo foetida</i>							+	+				
<i>Scoloplos armiger</i>		3	5	10								
<i>Capitella capitata</i>							1	1				
<i>Nereis sp. I</i>	4									+		
<i>Spiophanes bombyx</i>		4										
<i>Microspio mecznikowianus</i>		4	166	21	15	12	19	38	52	16	2	+
<i>Fygospio elegans</i>	65	1876	1211	2941	21	21						
<i>Polydora ciliata</i>	+	66	26	33	10	71	980	18	12	+		+
<i>Polydora pulchra</i>			7			10	7	7	2			
<i>Magelona papillicornis</i>		+										
<i>Sabellaria alveolata</i>	5	33	270							18	4	2
<i>Sabellaria spinulosa</i>												
<i>Laicea conchilega</i>						7						
Total	74	1996	2729	3133	60	299	1031	64	68	34	6	2
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D

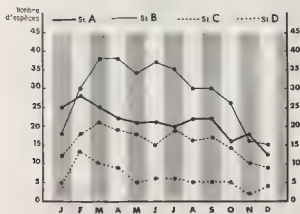


FIG. 3. — Evolution du nombre mensuel d'espèces récoltées à l'état larvaire dans le plancton du Bassin dans les quatre stations étudiées

de la courbe traduisant l'évolution quantitative larvaire globale (Fig. 2); les espèces sont nombreuses et représentées par de nombreux individus. A partir du mois de juin, l'activité reproductrice des Polychètes diminue régulièrement, puisque les espèces présentes dans le plancton sont de moins en moins nombreuses, pour passer par le minimum de novembre : quelques espèces sont représentées par un petit nombre d'individus. L'apparition des larves hivernales explique le redressement de la courbe en décembre.

3. Station C.

La courbe concernant cette situation est déjà plus irrégulière. Le nombre d'espèces capturées est

constamment inférieur à celui des stations A et B. Deux maximums caractérisent la station C; l'un en mars, correspond à la présence d'un grand nombre d'individus (courbe 3, fig. 2) (*Phyllodoce*, *Nephtys*); il s'agit des espèces à reproduction estivale caractérisées en cette station par un petit nombre d'individus. Ces deux maximums montrent que les périodes de reproduction (printanière et estivale) se traduisent par une présence larvaire pélagique, sont moins étalées et se superposent moins d'avril à juin.

Si l'on se réfère à la courbe quantitative globale (Fig. 2), on remarque que le maximum de présence spécifique de juillet correspond à des récoltes pauvres en individus, notamment en raison de l'appauvrissement du plancton en larves de *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, *Microspio mecnikowianus*.

4. Station D.

Les espèces récoltées en cette station sont peu nombreuses. La courbe spécifique traduit l'existence d'un seul maximum (Fig. 3), en février, période où se récolte un grand nombre d'individus, principalement du fait de la présence des larves de *Pygospio elegans*. Le nombre d'espèces récoltées décroît régulièrement jusqu'en mai, pour se maintenir à une valeur moyenne assez faible. Les caractéristiques hydrologiques de la station D ne permettent l'existence que d'un nombre réduit de larves appartenant à quelques espèces seulement, notamment : *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, *Microspio mecnikowianus*, *Polydora ciliata*, *Pygospio elegans*, puis *Neanthes diversicolor*, *Lumbrineris impatiens*, *Phylofoetida*, *Ecoplos armiger*, *Capitella capitata*, qui ne sont représentées que par un nombre restreint d'individus pour la plupart, en raison des faibles capacités natatoires des larves (*N. diversicolor*, par exemple) et enfin, quelques espèces accidentelles comme *Autolytus prolifera*, *Spiophanes bombyx*, *Polydora pulchra*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa* dont les larves se récoltent toute l'année, ou durant la majeure partie de l'année dans les autres stations étudiées. Les larves récoltées en D appartiennent aux espèces qui vivent dans les plages abritées occupant différents faciès de la slikke et supportant les grandes variations

de salinité du fond de la baie comme AMANIEU (1967) l'observe pour *Neanthes diversicolor* et *Capitella* tyidae, Spionidae, Sabellariidae); l'autre se situe en *capitata* et comme c'est le cas pour *Phyllodoce mucosa*, *Pygospio elegans* (communication orale de LABOURG) et pour *Polydora ciliata* (CAZAUX et LABOURG, 1973, espèces qui occupent les substrats vaseux des étangs à salinité variable de l'est du Bassin d'Arcachon.

C. DOMINANCE LARVAIRE ANNUELLE DES ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES DES QUATRE STATIONS A, B, C ET D.

L'analyse de la dominance larvaire pélagique annuelle des Polychètes caractéristiques de chaque station (qui y sont beaucoup plus abondantes que dans les autres, DAJOZ, 1970), permet de mettre en évidence une distribution larvaire très nettement liée à la répartition des différents types de masses d'eaux.

Les espèces choisies sont au nombre de quatorze : *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, *Nerine sp. I*, *Microspio mecnikowianus*, *Pygospio elegans*, *Spiophanes bombyx*, *Polydora pulchra*, *Polydora hoplura* et *ciliata*, *Poecilochaetus serpens*, *Magelona papillicornis*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa*, *Lanice conchilega*.

Dans cette analyse, chacune de ces espèces a été caractérisée par deux expressions de sa dominance empruntées à SOYER (1970) :

— La dominance partielle annuelle (D. P.) dans chaque station, c'est-à-dire le pourcentage du nombre total annuel des larves dans le méroplancton de l'une ou l'autre des quatre stations, calculé par rapport au nombre total des larves pélagiques de Polychètes récoltées. La variation de ce coefficient est étudiée sur les histogrammes de la figure 4.

— La dominance générale moyenne annuelle (D. G.) rapportée au nombre total des larves de polychètes récoltées, pour l'ensemble des quatre stations. Ce coefficient est indiqué sur les histogrammes de la figure 4, pour chaque espèce.

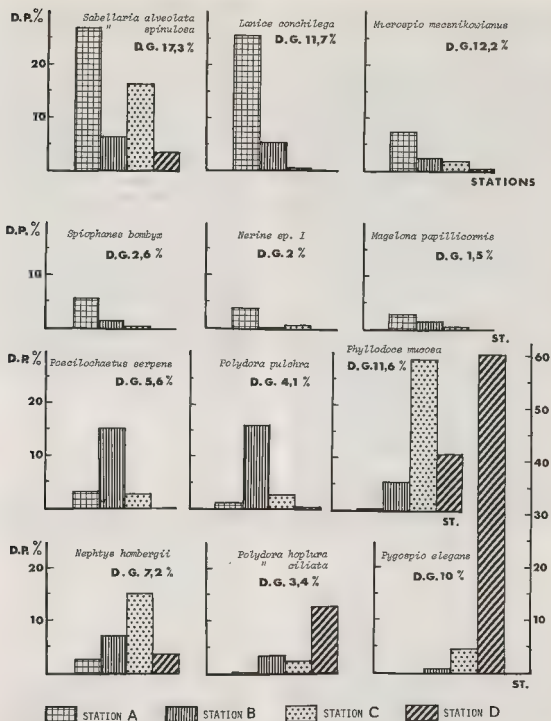


FIG. 4. — Dominance larvaire annuelle des espèces caractéristiques des quatre stations étudiées. D.P. — Dominance partielle, D.G. — Dominance générale moyenne.

Espèces caractéristiques du contingent néritique externe (Station A).

Le genre *Sabellaria* (dominance générale, D. G. 17,3 %) avec les deux espèces *alveolata* et *spinulosa*, est caractérisé par un histogramme bimodal (maximums en A et C). Ces deux maximums sont dus à l'existence des deux espèces dans le Bassin dont les larves sont récoltées simultanément la plupart du temps et dont les populations se superposent. Il s'agit là des larves les mieux représentées dans le plancton de l'ensemble du Bassin. La station intermédiaire B est marquée par la superposition de dominances plus atténuées. La station D est pauvre en larves de *Sabellaria* dont la présence s'explique par leur diffusion dans le plancton de cette station très intérieure. Les larves de *Sabellaria* sont parmi les plus ubiquistes du Bassin.

Lanice conchilega (D. G. 11,7 %) a des caractères larvaires plus nettement océaniques. Sa présence méroplanctonique, très accusée en A, est nettement atténuée en B, pour s'annuler en D.

Spiophanes bombyx (D. G. 2,6 %), *Nerine sp. I* (D. G. 2 %) et *Magelona papillicornis* (D. G. 1,5 %) avec des dominances nettement inférieures à celles de *Lanice conchilega* présentent les mêmes caractéristiques de distribution.

Microspio mecnikowianus, espèce ubiquiste, appartient également aux espèces caractéristiques des eaux néritiques externes du Bassin.

Espèces caractéristiques du contingent néritique moyen (Station B et C).

Une fraction importante du méroplancton de la station B, à la limite des eaux néritiques externes et moyennes, est constituée par deux espèces *Poecilochaetus* (D. G. 5,6 %) et *Polydora pulchra* (D. G. 4,1 %) et à un degré moindre par *Phyllodoce mucosa* (D. G. 11,6 %) et *Nephtys hombergii* (D. G. 7,2 %), dont le maximum se situe en C pour ces deux dernières. *P. mucosa* et *N. hombergii* sont malgré les caractères ubiquistes de leurs larves très

nettement caractéristiques des masses d'eaux néritiques moyennes du Bassin d'Arcachon.

Espèces caractéristiques du contingent néritique interne (Station D).

Les eaux au caractère hydrologique instable de la station intérieure D sont marquées par une abondance particulière de larves appartenant aux deux espèces *Polydora ciliata* et *Pygospio elegans* (D. G. 10 %). Ces deux espèces sont en régression quand les récoltes sont faites d'est en ouest, c'est-à-dire à l'intérieur du Bassin vers la région des Passes.

Il faut remarquer que des récoltes effectuées dans les étangs à salinité variable de la région d'Audenge, dans le fond du Bassin, font apparaître une densité assez remarquable de métatrophores de ces deux mêmes espèces. Leur période larvaire pélagique est caractérisée comme en la station D, par une manifestation explosive et une durée assez courte que l'on peut mettre en opposition avec les périodes larvaires longues, quantitativement modérées, de la zone océanique du Bassin.

D. COMPARAISON DE L'ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU MÉROPLANCTON DES QUATRE STATIONS

Cette analyse fait ressortir l'évolution comparée de la dominance d'un certain nombre de larves de Polychètes, choisies comme précédemment parmi les espèces caractéristiques, par rapport au nombre total de larves récoltées dans chaque station considérée, à des périodes particulières de l'année. Les résultats sont exprimés sur les diagrammes circulaires des figures 5 et 6 pour les mois de février, mars, avril, mai, juin, juillet, septembre, octobre et novembre.

Février. C'est la période durant laquelle se récolte le nombre maximum d'espèces, donc la période optimale de reproduction, dans le plancton des stations A et D (fig. 3), avec une abondance globale maximale en A (fig. 2). Les larves de *Pygospio elegans* constituent la partie la plus importante du méroplancton

annélien de la station D; elles sont bien représentées en C, très peu en B et absentes en A. La station A est dominée par les larves à caractère plus océanique : *Nerine* sp. 1, *Spiophanes bombyx*, *Magelona papillicornis* notamment. Il faut remarquer que la dominance de *Nerine* sp. 1 passe par un maximum annuel. En B, les larves les plus abondantes, parmi les 15 espèces choisies pour cette analyse comparée, sont *Nephtys hombergii*, *Phyllodoce mucosa*, *Polydora poplura*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa* et *Lanice conchilega*; en C on remarque surtout *Phyllodoce mucosa*, *Pygospio elegans*, *Sabellaria* et secondairement *N. hombergii* et *Polydora ciliata*.

Mars. Les stations B et C offrent un nombre maximal d'espèces (fig. 3), avec un maximum d'individus en C (fig. 2). La proportion des larves de *Phyllodoce mucosa* et des deux espèces de *Sabellaria* est élevée en C, elle est faible en A où dominent les larves de *Nephtys hombergii*, *Magelona papillicornis*, les mitraria d'Oweniidae, les larves de *Sabellaria* et de *Lanice*. En B dominent *Nephtys hombergii*, *Sabellaria*, *Lanice*, en D le plancton est caractérisé par une proportion encore importante de *Pygospio*. Cette période est celle où les mitraria et les larves de *Magelona papillicornis*, caractéristiques du contingent océanique de la station A, sont les mieux représentées.

Avril. C'est la période où en D se manifeste l'abondance maximale annuelle de larves (fig. 2); la dominance de *Pygospio elegans* y est très marquée. Le plancton de C est dominé par les larves de *Phyllodoce mucosa*, *Microspio mecnikowianus*, *Pygospio elegans* également; celui de B principalement par *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii* et *Lanice conchilega*, celui de A par les mitraria d'Oweniidae, *Magelona papillicornis*, *Lanice conchilega* et *Sabellaria* dont on enregistre le taux maximal annuel en cette station.

Mai. On observe en C un deuxième maximum du nombre global de larves (fig. 2). Les taux de dominance de *Nephtys hombergii* et de *M. mecnikowianus* atteignent leur maximum annuel en cette station où *Phyllodoce mucosa* constitue aussi une fraction importante de la population méroplancto-

nique. La station A est caractérisée en cette période par *Lanice conchilega*, tandis que *Nephtys hombergii* domine en B, atteignant là aussi son maximum annuel; *Poecilochaetus serpens* connaît également une abondance maximale. Le nombre global de larves récoltées en D passe par un minimum estival (fig. 2). C'est aussi la période où en A *Lanice conchilega* se récolte avec une abondance maximale et secondairement *Polydora pulchra* et *Phyllodoce mucosa* dont le taux de dominance s'abaisse nettement; en D les larves de *Nephtys hombergii* représentent la plus grosse partie du stock larvaire annélien récolté en cette station.

Juillet. La station D connaît à cette époque une nouvelle augmentation quantitative due à la présence des larves de *Polydora ciliata* qui constituent la majeure partie du contingent larvaire récolté. Les larves de *Microspio* dominant en C, avec à un degré moindre, *Polydora pulchra*, et *Poecilochaetus serpens*. En B, les deux espèces principales sont aussi *Polydora pulchra*, *Poecilochaetus serpens*, avec secondairement *Microspio* et *Lanice*; on remarque également en B (tabl. 2) l'existence de nombreux stades larvaires de *Platynereis dumerilii* issus des premiers essaimages importants de juillet (CAZAUX et LABOURG, 1967 et 1969). En A on récolte le maximum annuel de *P. serpens*. La présence larvaire de *Lanice* est encore très marquée. Le plancton de la station A est caractérisé en juillet par les minimums estivaux d'abondance globale larvaire et du nombre d'espèces présentes (fig. 2 et 3).

Septembre. L'abondance moyenne globale larvaire augmente en A et C principalement en la station A; corrélativement le nombre d'espèces présentes est aussi en légère augmentation (fig. 2 et 3). En effet le taux de dominance de plusieurs espèces augmente à l'automne en A, parmi lesquelles : *Spiophanes bombyx*, *Microspio mecnikowianus*, *Polydora pulchra*, *Sabellaria*; *Lanice conchilega* est encore bien représentée. Le méroplancton de B est dominé par *Microspio mecnikowianus*, *Polydora pulchra*, *Poecilochaetus serpens*, *Sabellaria*. Ces mêmes espèces sont, sauf celles de *Sabellaria* dominantes en D également à cette époque de l'année.

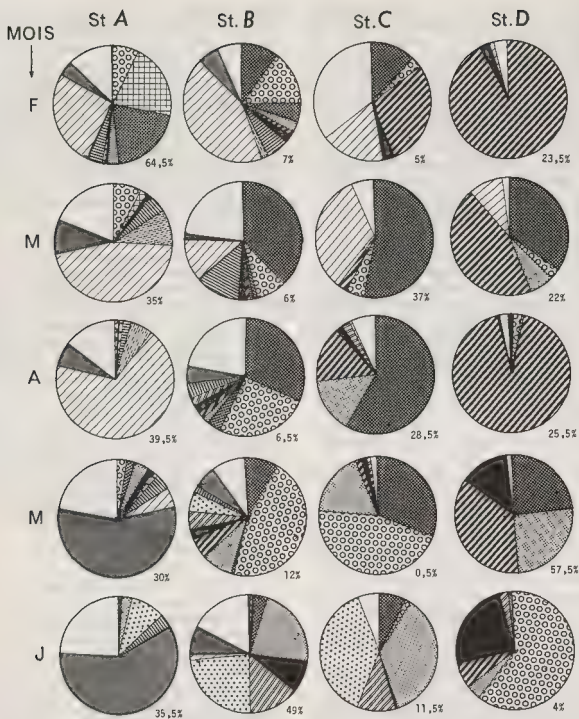
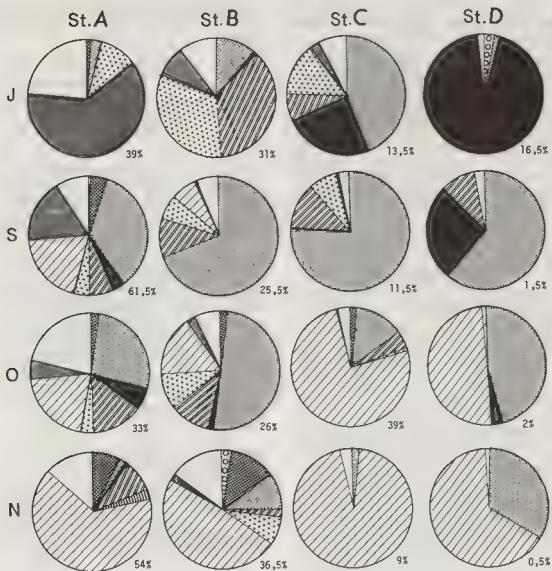


FIG. 5 et 6. — Evolution saisonnière du méroplankton des quatre stations. Sur le graphique est indiquée, pour chaque station, la fraction du peuplement méroplanktonique total de l'ensemble des quatre stations que représente chaque diagramme circulaire.



- | | | |
|----------------------------|-----------------------------------|--|
| 1 <i>Phyllodoce mucosa</i> | 5 <i>Microstio macanikowianus</i> | 10 <i>Poecilochaetus serpens</i> |
| 2 <i>Nephtys hombergii</i> | 6 <i>Pagoepio elegans</i> | 11 <i>Magelona papilloformis</i> |
| 3 <i>Nerine sp I</i> | 7 <i>Polydora ciliata hoplara</i> | 12 <i>Sabellaria alveolata spinulosa</i> |
| 4 <i>Spiopterus bombyx</i> | 8 <i>Polydora pulchra</i> | 13 <i>Lanice conchilega</i> |
| | 9 <i>Polydora pulchra</i> | 14 <i>Matraria</i> |
| | | 15 <i>Matraria</i> |

Octobre-Novembre. En A, *Microspio*, *Polydora pulchra* et *Sabellaria* sont encore parmi les espèces les mieux représentées. Et si le nombre d'espèces présentes est encore peu réduit, le nombre total de larves récoltées a diminué fortement. En B la dominance de *Microspio mecznikowianus* est encore importante en octobre, mais diminue en novembre, période où dominent alors les larves de *Sabellaria*. En C, en octobre, la proportion des larves de *Sabellaria* est importante. En D, malgré le faible nombre de larves récoltées il est possible de distinguer une dominance de *Microspio mecznikowianus* et de *Sabellaria*, en octobre, de *Sabellaria* seulement en novembre.

CONCLUSION

L'étude du méroplancton annélidien du Bassin d'Arcachon au cours d'un cycle annuel permet de mettre en évidence l'existence de contingents larvaires liés aux conditions hydrologiques variables de cette baie. Les observations portent sur :

— l'étude de la variation de l'abondance moyenne mensuelle globale des larves de Polychètes dans chaque station, dont la représentation graphique révèle l'existence d'un maximum printanier dont la position peut varier d'une station à l'autre et dépend de la distribution des différentes espèces dont la période de reproduction varie avec les conditions hydrologiques. C'est ainsi que le maximum quantitatif global se manifeste en février dans la station la plus océanique A, du fait principalement de la reproduction de *Spiophanes bombyx*, *Nerine sp. I*, *Magelona papillicornis*, *Sabellaria alveolata* et *spinulosa* et *Lanice conchilega*; en juin dans la station B, plus intérieure, avec parmi les larves les plus abondantes, celles de *Microspio mecznikowianus*, *Polydora pulchra*, *P. hoplura*, *Poecilochaetus serpens*, *Heteromastus filiformis*; en mai dans la station C avec un grand nombre de larves de *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, *Microspio mecznikowianus* principalement, enfin en avril dans la station D, période de reproduction maximale et explosive de *Pygospio*

elegans. Un deuxième maximum peut être observé en septembre en la station A et en juillet en la station D.

Il faut remarquer que les phases reproductrices des stations intérieures sont caractérisées par des périodes larvaires spécifiques courtes marquées à la période optimale de reproduction par une abondance très importante et nettement plus élevée que dans les stations plus océaniques où la reproduction des espèces caractéristiques de la zone néritique externe stable se traduit par des périodes larvaires spécifiques généralement plus étalées et une abondance modérée;

— l'étude de la variation du nombre moyen mensuel d'espèces de polychètes présentes à l'état larvaire dans le plancton des quatre stations. Ce nombre apparaît supérieur en B, tout au long de l'année, à celui constaté dans les stations C et D et particulièrement à celui de la station plus océanique (sauf en novembre et janvier). Cette remarque permet de supposer l'existence d'un méroplancton endémique dans le Bassin d'Arcachon; cette hypothèse étant confirmée par les observations concernant l'analyse comparée de l'évolution qualitative et quantitative du méroplancton annélidien des quatre stations choisies;

— l'étude comparée du méroplancton de chaque station qui met en évidence les espèces dominantes et caractéristiques des divers contingents du Bassin, notamment : *Lanice conchilega*, *Microspio mecznikowianus*, *Spiophanes bombyx*, *Nerine sp. I*, *Magelona papillicornis* (contingent néritique externe); *Poecilochaetus serpens*, *Polydora hoplura*, *Polydora pulchra*, *Phyllodoce mucosa*, *Nephtys hombergii*, (contingent néritique moyen), enfin *Polydora ciliata*, *Pygospio elegans* (contingent néritique interne). Ces espèces dominantes sont accompagnées dans le contingent interne moyen par d'autres dont la présence larvaire pélagique se manifeste avec une intensité plus modérée mais dont le cycle s'effectue en totalité dans le Bassin et dont les populations adultes sont particulièrement denses dans les biotopes sablo-vaseux ou vaseux de l'intérieur de la Baie; ce sont notamment les Syllidae, les Nereidae *Perineris cultrifera* et *Platynereis dumerilii*, *Diopatra neapolitana*, *Phylo*

tida, *Heteromastus filiformis*, *Notomastus latericeus*, *Arenicola marina*, *Leiochone clypeata*, et dans le contingent des eaux du fond du Bassin, *Scoloplos armiger*.

BIBLIOGRAPHIE

- AMAMIEU (M.), 1967. — Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. Thèse Fac. sci. Bordeaux, 270 p.
- AMAMIEU (M.) et CAZAUX (C.), 1963. — Nouveaux animaux observés dans la région d'Arcachon en 1962-63. P.V. Soc. linn. Bordeaux, 100, 163-173.
- AMAMIEU (M.) et CAZAUX (C.), 1964. — Nouveaux animaux récoltés dans la région d'Arcachon en 1964. P.V. Soc. linn. Bordeaux, 101, 91-101.
- AMAMIEU (M.) et CAZAUX (C.), 1965. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. Act. Soc. linn. Bordeaux, Sér. A, 102 (2), 12 p.
- BERGON (P.), 1902. — Etude sur la flore diatomique du Bassin d'Arcachon. Bull. Stn. biol. Arcachon, 6, 39-43.
- BHAUD (M.), 1971. — Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'Annélides polychètes. Thèse Fac. sci. Paris VI, 464 p.
- BHAUD (M.), 1972. — Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. Marine Biology, 17, 115-136.
- BOISSEAU (J.P.), 1962. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. P.V. Soc. linn. Bordeaux, 99, 113-126.
- BORDE (J.), 1938. — Etude du plancton du Bassin d'Arcachon et des rivières du Golfe du Morbihan. Revue Trav. Off. Pêche marit., 11 (4), 523-541.
- BOUCHET (J.M.), 1968. — Etudes océanographiques des chenaux du Bassin d'Arcachon. Thèse Fac. sci. Bordeaux, 306 p.
- CAZAUX (C.), 1969. — Etude morphologique du développement larvaire d'Annélides Polychètes (Bassin d'Arcachon). II Phyllodoctidae, Syllidae, Nereidae. Arch. zool. exp. gén., 110 (2), 145-202.
- CAZAUX (C.), 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. Thèse Fac. sci. Bordeaux, 355 p.
- CAZAUX (C.) et LABOURG (P.J.), 1967. — Observations préliminaires sur l'essaimage de *Platynereis dumerilii* dans le Bassin d'Arcachon. Act. Soc. linn. Bordeaux, 104 (4), 8 p.
- CAZAUX (C.) et LABOURG (P.J.), 1969. — Essaimage de *Platynereis dumerilii* dans le Bassin d'Arcachon (2^e note). Vie milieu, 20 (3 A), 559-564.
- BELLAN (G.) et LAGARDÈRE (F.), 1971. — *Nerine mesnili*, n.sp., spionidien méconnu des plages sableuses de la province lusitanienne. Bull. Soc. zool. Fr., 96 (4), 571-579.
- CAZAUX (C.) et LABOURG (P.J.), 1971. — Contribution à la faune de la région d'Arcachon. Bull. Soc. linn. Bordeaux, 1, (6), 123-129.
- CAZAUX (C.) et LABOURG (P.J.), 1973. — Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon. VII. Bull. Soc. linn. Bordeaux, 3 (6), 134-143.
- DAJOZ (R.), 1970. — Précis d'écologie. Dunod éd. Paris, 357 p.
- DAVANT (P.) et SALVAT (B.), 1961. — Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon I : Le milieu physique. Vie Milieu, 12, 405-471.
- GUÉRIN (J.P.), 1973. — Contribution à l'étude systématique, biologique et écologique des larves méropaltoniques de Polychètes et de Mollusques du Golfe de Marseille. I. Le cycle des larves de Polychètes. Tethys, 4 (4), 859-880.
- HANNERZ (L.), 1956. — Larval development of the Polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae N. Fam., in the Gullmar Fjord (Sweden). Zool. bidr. Uppsala, 31, 204 p.
- HERPIN (R.), 1925. — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques annélides Polychètes. Bull. Soc. Sci. nat. ouest Fr., 5, 1-250, 6 pls.
- KÖNIG (D.), 1959. — Diatomeen der Bucht von Arcachon. Z. dt. geol. Ges., 3, 33-61.
- LABROUCHE (F.), 1962. — Essai statistique sur la répartition du phytoplancton dans le Bassin d'Arcachon. Le Botaniste, 45 (1-6), 93-114.
- LUBET (P.), 1953. — Variations saisonnières du Zooplancton du Bassin d'Arcachon. Bull. Soc. zool. Fr., 78 (2-3), 204-216.
- LUBET (P.), 1955. — Notes sur le phytoplancton du Bassin d'Arcachon. Vie Milieu, 6 (1), 53-59.
- PERAGALLO (H. et N.), 1908. — Diatomées de France et des districts maritimes voisins. 2 vol., Tempère, Grez, Loing, éd.
- RASMUSSEN (E.), 1956. — Faunistic and Biological notes on marine invertebrates III. The production and larval development of some Polychaetes from the Isefjord, with some faunistic notes. Biol. Meddr., 23 (1), 84 p.
- SOYER (J.), 1970. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Peuplements de copépodes harpacticoides (Crustacea). Vie Milieu, 21 (2B), 237-511.
- THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates. Meddr. Komm. Fish.-og Havjænder., ser. Plankton, 4 (1), 523 p.
- TRAVERS (M.), 1972. — Le microplancton du golfe de Marseille. Méthodes d'étude microscopique des organismes. Tethys, 4 (3), 535-558.

RECHERCHES ÉCOPHYSIOLOGIQUES SUR LES *CRYPHALUS*, COLÉOPTÈRES SCOLYTIDAE PARASITES SPÉCIFIQUES DES CONIFÈRES

par C. CHARARAS (1)

ABSTRACT

In this work we shall present the results of our studies on the possibilities of Cryphalus abietis, Cryphalus piceae, Cryphalus numidicus to adapt themselves to various conifers of the genus Abies (A. alba, A. cilicica, A. bornmulleriana, A. Equi-trojani, A. cephalonica, Cedrus atlantica etc.). This experiment has shown us that Cryphalus can feed on the branches of numerous Abies species having very different terpene components. From a distance the insect detects the favorable trees, and

settling on the branch selects a boring-place and begins feeding. The odour-spectrums of certain Abies are quite similar to those of Picea.

The life processes and the activity of bark beetles (Cryphalus) depend upon the temperature of the environment. In fact provided the host is available the limits of geographical and local distribution are imposed by the minimum temperature necessary for development.

Au sein de la famille des Scolytidae, le genre *Cryphalus* présente un intérêt particulier, tant du point de vue économique que du point de vue scientifique, par son chimiotactisme et son comportement sexuel.

Sur le plan économique, les *Cryphalus* (*C. piceae* RATZ., *C. abietis* RATZ. et *C. numidicus* ЕІСНН.) peuvent s'attaquer aussi bien aux sujets affaiblis, dépérissants ou évoluant dans des conditions défavorables qu'aux arbres en pleine vigueur, mais dans tous les cas ils se localisent plus volontiers sur la cime et les branches. Ces attaques au niveau de la partie sommitale de l'arbre déterminent le flétrissement des aiguilles puis le dessèchement des branches, qui entraînent à leur tour une diminution du métabolisme de l'arbre autorisant une colonisation massive de la plante-hôte par d'autres insectes secondaires.

Sur le plan scientifique, l'étude du comportement chimiotactique permet de conclure que si certains *Cryphalus* montrent une spécificité pour certaines essences résineuses, d'autres sont capables de pratiquer leurs morsures de nutrition et de ponte sur des essences très variées dont le spectre d'odeurs apparaît très différent de celui de leur biotope originel. En ce qui concerne l'attraction sexuelle, l'intérêt est encore plus grand, non seulement parce que cette question n'a donné lieu à aucune recherche jusqu'ici, mais aussi parce que les *Cryphalus* n'appartiennent ni au groupe des Scolytidae polygames qui creusent une chambre d'accouplement centrale et chez qui l'attraction est exercée par l'insecte mâle, ni aux monogames typiques, comme *Blasto-*

(1) Nations Unes F.A.O. et C.N.R.S. Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, Paris-5^e.

phagus ou *Hylastes* chez lesquels le trou de pénétration creusé par la femelle donne accès à une galerie de ponte unique mais très nette. Dans le cas des *Cryphalus* l'accouplement s'effectue sur la face externe de l'écorce et la femelle pond la totalité de ses œufs dans un espace élargi, sans galerie propre.

Les conclusions que nous exposons ici découlent de tout un ensemble de recherches conduites d'une part en France (Alpes, Jura, Morvan) sur *Abies alba* et *Picea excelsa*, d'autre part en Turquie sur *Picea orientalis* et sur différents *Abies* (*A. bornmulleriana* MAT., *A. equi trojani*, *A. cilicica* CAR. et *A. nordmanniana* SPACH.) ainsi qu'en Grèce sur *Abies cephalonica* et divers hybrides (*A. boristii-regis* par exemple) et au Maroc sur *Cedrus atlantica* du Moyen-Atlas. C'est grâce à diverses missions des Nations Unies, du C.N.R.S. et de la Coopération Scientifique et Technique Française que j'ai pu mener à bien ces recherches.

I. — EXTENSION BIOGÉOGRAPHIQUE RESPECTIVE DES CONIFÈRES ÉTUDIÉS ET DES CRYPHALUS

D'après BALACHOWSKY, le genre *Cryphalus* groupe une trentaine d'espèces, réparties dans toute la zone paléarctique et néarctique et qui vivent principalement aux dépens des Abietinées; en France, on ne connaît jusqu'ici que *Cryphalus piceae* RATZ. et *Cryphalus abietis* RATZ. Il faut signaler également la présence, dans les régions circuméditerranéennes, de *Cryphalus numidicus* EICHH. qui, selon BALACHOWSKY, « ne paraît être qu'une forme vicariante méridionale de *Cryphalus piceae*, signalée en Andalousie, Italie, Grèce et dans le Nord Africain ». Mais si l'on ne rencontre en Europe que *Cryphalus piceae* RATZ. et *Cryphalus abietis* RATZ. tandis que *Cryphalus numidicus* EICHH. se localise dans la zone méditerranéenne, dans l'Himalaya par contre STEBBING indique la présence de plusieurs *Cryphalus* spécifiques des conifères, notamment *C. deodara* sur *Cedrus deodara*, *C. major* et *C. longifolia* sur *Pinus longifolia*, *C. morinda* sur *Picea morinda*, *C. tectonae*

sur *Tectona grandis*, *C. Stromeyeri* sur *Abies Webbiana* et *C. himalayensis* sur *Cedrus deodara*. En Europe, *Cryphalus piceae* RATZ. et *Cryphalus abietis* RATZ. suivent l'extension de *Picea excelsa* ou d'*Abies alba* (= *pectinata*) ce qui fait de ces deux insectes des espèces typiques de la zone du *Picetum* et de l'*Abietum* telle qu'elle est définie par MAYR PAVARI et qui correspond à l'altitude des forêts de montagne de l'Europe moyenne et tempérée. Ces deux *Cryphalus* sont très communs en France dans les forêts alpines, le Jura et les Vosges comme dans les massifs montagneux de l'Europe occidentale, méridionale, centrale et septentrionale, jusqu'en Asie Mineure pour *Cryphalus piceae* RATZ.; *C. abietis* RATZ. présente une répartition géographique très analogue.

Il est incontestable que l'extension de ces deux *Cryphalus* (*C. piceae* RATZ. et *C. abietis* RATZ.) correspond strictement à celle de *Picea excelsa* et d'*Abies alba*. En Europe moyenne et méditerranéenne, l'épicéa (*Picea excelsa*) n'apparaît que dans les Alpes de Transylvanie, les Karpates et les grands massifs montagneux d'Allemagne, de France et d'Italie. L'Ouest de la France, l'Espagne, le Sud de l'Italie, la Corse, la Grèce et la Turquie restent en dehors de l'aire d'extension de *Picea excelsa*, qui cède la place en Turquie à *Picea orientalis* essence caractéristique du Nord de l'Anatolie.

En ce qui concerne les *Abies*, *A. alba* n'occupe lui aussi que l'étagage montagneux de l'Europe moyenne et méridionale (Alpes, Transylvanie, Karpates, Forêt Noire, Apennins et Balkans). Sur le territoire français, les Vosges, le Jura, les Pyrénées orientales et les Alpes Dauphinoises sont les seuls massifs montagneux situés dans une zone correspondant à l'*Abietum* et au *Picetum* de MAYR, où les conditions écologiques se caractérisent par des températures minimales absolues très basses, pouvant descendre parfois au-dessous de — 20 °C, qui ne mettent cependant pas obstacle à l'évolution de *Cryphalus abietis* RATZ. et de *Cryphalus piceae* RATZ. D'ailleurs la zone d'extension de *C. abietis* RATZ. englobe le Caucase et même une partie de la Sibérie où les températures minimales atteignent des valeurs particulièrement basses.

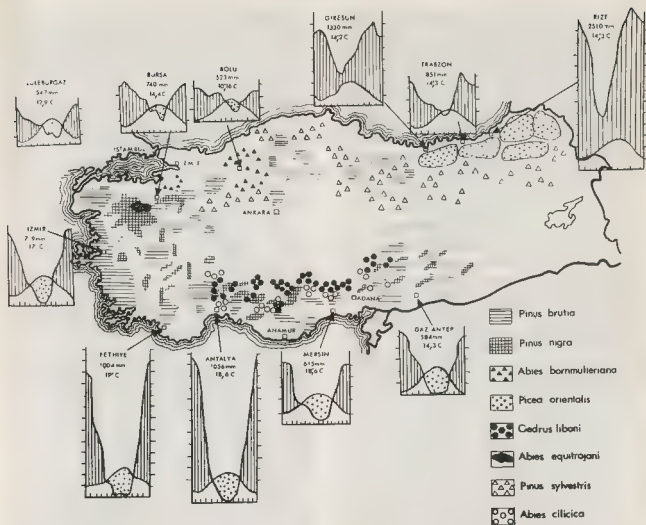


FIG. 1. — Carte de la Turquie montrant l'extension des divers Conifères ainsi que les conditions bioclimatiques (diagrammes climatiques).

En Asie Mineure, *Abies bornmülleriana* est une espèce de la chaîne Pontique (altitude 1 000-1 500 m), *A. equi-trojani* se localise dans le Nord-Ouest de l'Anatolie, *A. cilicica* CAR. se rencontre dans le Nord-Ouest de la Syrie ainsi que dans certains secteurs du Taurus et de l'Anti-Taurus, aux altitudes comprises entre 1 100 et 1 900 m, tandis qu'*Abies nordmanniana* SPACH. est une espèce originaire du Caucase qui s'étend au Nord-Est de l'Anatolie (Chaîne Pontique) et qui se mélange souvent à *Picea orientalis*.

Cryphalus est présent dans toutes ces régions où il suit l'extension des *Abies* dont il reste partout et toujours un parasite spécifique; il ne manifeste en effet aucun *preferendum* pour *Pinus brutia* ou pour *Cedrus libani* même dans les secteurs où ces essences voisinent avec les *Abies*, comme par exemple avec *A. cilicica* dans le Taurus et l'Anti-Taurus.

En revanche, dans les peuplements mixtes d'*Abies nordmanniana* et *Picea orientalis* (Nord-Est de l'Anatolie), il est fréquent d'observer le passage de *Cry-*

phalus, d'*Abies* sur *Picea* ou vice-versa mais c'est le plus souvent *Picea orientalis* qui se trouve attaqué le premier, *Cryphalus* passant ensuite de *Picea* sur *Abies nordmanniana*; il est donc intéressant de souligner que, malgré les différences du spectre d'odeurs respectif de ces deux essences, elles exercent sur *Cryphalus* une attraction sensiblement identique. En Grèce, à côté de *Cryphalus abietis* RATZ. et de *C. piceae* RATZ. on rencontre plus rarement *C. numidicus* EICHH. Cette espèce qui ne serait d'après BALACHOWSKY qu'une forme vicariante de *C. piceae* RATZ. coexiste avec les deux autres espèces et SCHEDL signale sa présence dans différentes localités.

Essence typique de la Grèce, *Abies cephalonica* s'étage entre 600 et 1 750 m dans des régions aussi variées que l'Attique, l'Eubée, le Péloponèse, la Phocide et l'Étolie où nous avons suivi l'extension des *Cryphalus* non seulement sur *Abies cephalonica*, mais aussi sur des hybrides, notamment *Abies borisii-regis*, hybride d'*A. alba* et d'*A. cephalonica*, décrit par MATTFELD. Nous avons pu constater ainsi que la propagation des *Cryphalus* apparaît directement et étroitement conditionnée par l'existence d'*Abies cephalonica* ou de ses hybrides lorsque l'on se rapproche du Nord de la Grèce (Pinde, Olympe) car ces insectes ne s'installent sur aucun des autres conifères qui se trouvent dans les mêmes zones d'extension. Grâce à de PEYERIMHOFF, on sait que *C. numidicus* EICHH. vit en Afrique du Nord sur *Cedrus libanotis* LINK. sub. sp. *atlantica* MAN., ainsi qu'en Andalousie sur *Abies numidica* et divers autres *Abies*, *A. pinsapo* notamment.

L'hypothèse d'un passage progressif ou d'un transfert de *Cryphalus* d'une région lointaine à une autre, par exemple du Nord-Est de la Turquie vers la zone du Taurus et de l'Anti-Taurus, n'est pas à envisager malgré la faculté de vol de ces insectes qui peuvent se laisser porter sur de très grandes distances par les courants aériens; la seule hypothèse que l'on puisse retenir est la colonisation progressive des *Abies* dans des secteurs bien déterminés, en supposant que les stations lointaines ont dû être colonisées depuis les époques les plus reculées, dès l'apparition des *Abies*. Malheureusement nous possédons fort

peu d'éléments paléontologiques relatifs à l'apparition des *Abies* et de *Picea orientalis*.

Du point de vue biogéographique, nous savons par GAUSSEN que les *Abies* se répartissent entre trois groupes principaux :

- un groupe américain qui s'étend sur l'ensemble de l'Amérique du Nord;
- un groupe circumméditerranéen qui habite les montagnes de la zone méditerranéenne en y comprenant l'Europe Centrale et le Caucase;
- un groupe asiatique complexe qui s'étale de la Sibirie jusqu'au Japon et des montagnes de la Chine et de l'Himalaya jusqu'à Formose.

Abies pectinata (= *alba*) est une essence des montagnes d'Europe dont la zone d'extension englobe les Pyrénées, les Alpes, le Massif Central, la Normandie, le Jura, les Vosges, les Monts de Bohême, les Karpates, la Yougoslavie, la Macédoine et même la Pologne, avec des îlots en Corse.

En altitude, la répartition géographique de cette essence accuse des variations sensibles d'une région à l'autre, avec une adaptation au froid très variable suivant les stations. Il existe par contre des *Abies* à extension très limitée, comme c'est le cas pour *Abies pinsapo* dans le sud de l'Espagne, pour *Abies marocana* localisé dans le massif du Rif marocain et pour *A. nebrodensis* très peu étendu en Sicile.

Il ne fait aucun doute que les facteurs écologiques jouent un rôle capital dans l'extension d'une essence. Ainsi *A. pinsapo*, *A. marocana*, *A. nebrodensis* et *A. numidica* (essence localisée dans les Monts Babor en Kabylie) sont des espèces plus étroitement dépendantes de certains facteurs pédologiques et climatiques déterminés, bien que l'introduction artificielle ait montré que ces essences restent susceptibles de se développer dans des secteurs écologiquement très différents du milieu originel.

Génétiquement d'ailleurs « les trois espèces *A. numidica*, *marocana*, et *pinsapo* sont assez proches parentes, *marocana* étant nettement intermédiaire entre les deux autres » (GAUSSEN).

En analysant les aires d'extension des *Abies*, mais dans ce cas seulement, nous constatons que si *A. pectinata* possède une large répartition géographique,

il s'est formé dans les Balkans une espèce distincte, *A. cephalonica*. Au Nord, dans la zone où ces espèces voisinent, elles ont donné naissance à des hybrides comme *A. borisii-regis*, qui ont été bien étudiés par MATTFELD et dont nous avons précisé le pouvoir attractif respectif sur les *Cryphalus*. Le même phénomène s'est produit pour certaines espèces d'*Abies* du Caucase et de la Mer Noire et pour le sapin du Mont Ida, ce dernier plus connu sous le nom d'*A. equi-trojani*. Quant aux *Abies* de la Méditerranée occidentale, nous venons de rappeler qu'*A. pinsapo* et *A. marocana* sont proches parents mais nous pouvons préciser, toujours selon GAUSSEN, que « l'ancêtre commun vivait sur le Rif et la Serrania de Ronda avant l'ouverture du Détroit, c'est-à-dire avant le Pliocène. Les relations avec *numidica* ont dû être antérieures car le détroit Sud-Rifain coupait les communications avec l'Algérie durant le Miocène supérieur (Vindobonien, Sahélien) ». Sur la base de ces données paléontologiques, on peut conclure à une double évolution, l'une vers *numidica*, l'autre vers l'ancêtre commun *pinsapo-marocana*; d'après GAUSSEN, cette dernière espèce a pu avoir une aire continue très étendue avant le Miocène.

Bien que sommaires ces indications présentent un grand intérêt pour l'étude du comportement des *Cryphalus* car elles permettent d'expliquer la répartition géographique de ces insectes qui ont suivi l'extension des *Abies*, aussi bien que leur faculté d'adaptation sur différentes espèces d'*Abies* en fonction de leur *preferendum* de nutrition et de ponte.

On peut supposer qu'après l'apparition d'une essence à un moment déterminé dans un lieu donné, un *Scolytidae* a colonisé certaines localités dans l'aire d'extension de cette essence, puis s'est étendu aux essences avoisinantes et a évolué sur d'autres *Abies* ou sur des hybrides. Cette théorie dite du monotypisme est admise par la majorité des spécialistes de paléogéographie botanique.

L'aire discontinue d'*Abies cilicica* et d'*A. equi-trojani*, la présence de *Cryphalus* dans des peuplements très morcelés d'*A. cephalonica*, l'étroite localisation d'*A. borisii-regis* en Grèce constituent autant d'arguments à l'appui de la conception du monotypisme,

ainsi d'ailleurs que l'extension progressive des *Cryphalus* à d'autres peuplements.

Parmi les trois espèces étudiées ici, seuls *Cryphalus abietis* RATZ. et *C. piceae* RATZ. sont fréquents en Grèce. Nous avons eu personnellement l'occasion de rencontrer ces deux espèces dans les régions du Parnis, de Menalon Vitina et du Taygète, dans différentes stations de l'Attique et du Péloponèse et jusque sur le Mont Pinde, alors que *C. numidicus* EICHH. reste très rare. Il n'a été signalé qu'en Céphalonie et dans le Péloponèse par TREDL (1907), par OERTZEN (1886) et par KLEINE (1913).

Cette forme vicariante est inconnue en Turquie où nous ne l'avons jamais observée malgré la présence de nombreuses espèces d'*Abies* et l'existence de sec-teurs bioclimatiques très variés. Elle est par contre tout à fait courante en Algérie où de PEYERIMHOFF l'a reconnue sur *Cedrus libanotica* sub. sp. *atlantica* et au Maroc où nous l'avons rencontrée également sur *Cedrus* dans le Moyen-Atlas. De son côté BARBEY (1931) la considère comme très fréquente en Espagne où elle cause de graves dommages aux *Abies*. Il précise à ce sujet que « les ravages de ce Bostryche, très répandu dans les pinsapares, rappellent ceux de son proche parent si fréquent dans les sapinières de l'Europe Centrale, le *Cryphalus piceae* RATZ... Ce Bostryche typique du pinsapo pullule dans les Sierras de Ronda ».

Il convient de rappeler que d'après de PEYERIMHOFF, *Cryphalus numidicus* EICHH. est un parasite du pin d'Alep depuis l'Andalousie jusqu'en Grèce. En Berberie, cet insecte a abandonné le pin d'Alep pour passer sur *Cedrus* et *Abies numidica*. En Andalousie *C. numidicus* EICHH. vit sur *Pinus halepensis* et sur *Abies pinsapo*. Au Maroc, nous avons pu observer cette espèce sur *Cedrus atlantica*, ce qui prouve que l'insecte peut nidifier sur différentes espèces de conifères.

L'étude du comportement olfactif nous a montré que les *Cryphalus* peuvent évoluer non seulement sur les *Abies* mais aussi sur d'autres essences résineuses et nous nous proposons précisément d'analyser le comportement respectif des *Cryphalus* sur divers conifères.

II. — INCIDENCE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES SUR L'ÉVOLUTION DES *CRYPHALUS*

Les conditions écologiques variant essentiellement selon les régions et les stations bioclimatiques où nous avons conduit nos recherches, nous précisons rapidement les principaux facteurs qui interviennent dans l'installation et l'évolution des *Cryphalus*. Aussi bien *Cryphalus piceae* RATZ. que *C. abietis* RATZ. sont des espèces montagnardes dont l'extension se fait en altitude, dans une zone où les conditions thermiques varient sensiblement d'une localité à l'autre.

Ainsi dans les Alpes Françaises, le Jura, le Morvan (Saint-Prix), l'émergence commence en général fin avril-début mai mais les conditions thermiques influencent considérablement le vol. Si une température de 12 °C peut autoriser des sorties limitées, l'essaimage massif exige une température supérieure à 18 °C, mais l'intensité de l'envol se trouve également conditionnée par la luminosité comme nous avons pu l'observer en Turquie dans un vaste peuplement d'*Abies bornmülleriana*, grâce à un dispositif spécial formé de branches d'*Abies* enduites d'une matière adhésive (glu).

Le tableau de répartition des insectes (Tableau I) permet de constater que le nombre d'insectes en vol est nettement supérieur en lisière du peuplement. ment supérieur en lisière du peuplement.

TABLEAU I

	1 ^{er} jour	2 ^{ème} jour	3 ^{ème} jour	4 ^{ème} jour	5 ^{ème} jour	6 ^{ème} jour	7 ^{ème} jour
en lisière sur 12 branches (longueur 2 m, diamètre 7 cm)	9	154	352	428	45	17	11
à l'intérieur sur 12 branches (longueur 2 m, diamètre 7 cm)	0	42	124	217	30	48	23

Etant donné que nous avons pris soin de sélectionner dans les deux cas des branches exerçant un pouvoir attractif comparable, seules les conditions écologiques (température, luminosité) peuvent expliquer les écarts relevés dans l'importance des populations installées. Il est de fait que la température accuse des fluctuations très marquées entre la lisière et l'intérieur d'un massif forestier puisque ces variations sont de l'ordre de 7 à 13 °C au mois d'avril. Plus précisément, le 28 avril 1964, nous avons relevé, dans le même peuplement, les variations suivantes (Tableaux II et III).

TABLEAU II

	à 8 h	à 12 h	à 14 h	à 18 h
Température ambiante en lisière	16 °C	19 °C	26 °C	14 °C
Température ambiante dans le peuplement	12°,5C	16°,7C	21 °C	13 °C

TABLEAU III

Température de l'écorce d'un sujet à l'intérieur du peuplement (à 12 h)	à 1 m	à 4 m	à 8 m	à 14 m
	16 °C	22 °C	24°,5C	26 °C
Température dans le liber (à 12 h)	13°,5C	16°,8C	19°,7C	20°,4C
(Mesures effectuées avec Thermomètre électrique)				

A côté de ces fluctuations microstationnelles, il faut tenir compte également des températures minimales de l'hiver qui contribuent à prolonger l'hibernation et à retarder l'essaimage lorsqu'elles sont très basses, comme nous avons pu le constater en Turquie à Bolu (altitude 732 m) où la température minima en avril était de l'ordre de 2,8 à 3 °C.

Les températures autorisant l'émergence (moyenne 14 à 15 °C avec maximum journalier de 24 à 26 °C) s'observent généralement en avril mais l'essaimage le plus intense se situe en principe au mois de mai.

Nous avons constaté que les trois espèces de *Cryphalus* manifestent une très nette prédilection pour la cime et les branches; or nous avons déter-

miné entre la base du tronc et le sommet des écarts thermiques qui peuvent atteindre une grande amplitude, avec par exemple, sur le même tronc d'*Abies bornmülleriana*, 13,5 °C à 1 m du sol contre 20,4 °C à 14 m de hauteur, par suite de l'action directe du soleil (mesures effectuées le 25 avril); ceci explique l'installation préférentielle des insectes sur les branches, mieux exposées donc plus chaudes.

En Grèce, à l'occasion de nos observations bioclimologiques dans les secteurs du Pinde et du Parnis, nous avons relevé également des variations notables dans les températures moyennes, maximales et minimales, mais nous avons constaté que les conditions locales autorisent l'envol des *Cryphalus* dès le mois d'avril, ce qui permet le développement d'une double génération annuelle.

De même qu'en Turquie et en Grèce, nous avons pu vérifier au Maroc que l'exposition joue un rôle important dans les forêts de *Cedrus* et qu'il existe des variations microstationnelles très marquées. De nos observations sur l'évolution de *Cryphalus numidicus* EICHN. dans les peuplements de *Cedrus atlantica* de la région d'Azrou (Moyen-Atlas, altitude 1250 m), il ressort que l'insecte s'installe de préférence sur les branches de cette essence. Par ailleurs la présence simultanée fin mai - début juin de larves développées, de nymphes et de jeunes adultes non encore pigmentés nous a conduit à admettre un essaimage hâtif dès la fin du mois d'avril. Notons qu'à la même époque nous avons décelé l'installation récente de *Cryphalus* et même suivi la pénétration d'insectes adultes, ce qui permet de conclure que l'essaimage est très échelonné.

Les conditions climatiques de la région d'Azrou sont présentées sous forme de graphiques précisant les températures maximales, minimales et moyennes. En ce qui concerne la luminosité, nous avons également relevé des écarts considérables avec 3 875 lux au niveau du sol dans une tache de soleil contre 965 lux dans une zone d'ombre dense et 26 400 lux à la cime de l'arbre.

Par ailleurs, le dispositif expérimental utilisé dans le peuplement d'*Abies* en Turquie a mis en évidence le fait que la densité des populations atteint son

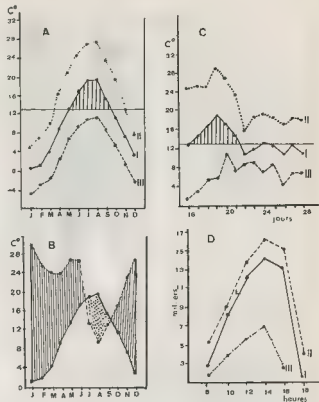


FIG. 2. — Données bioclimatiques de la région de Bolu (Nord-Ouest de l'Anatolie) intéressante par son peuplement d'*Abies bornmülleriana* (Données thermiques de 25 ans).

A) Températures moyennes I, moyenne des maxima II, moyenne des minima III.

Noter que l'émergence de *Cryphalus* a débuté fin avril et que l'évolution s'est poursuivie jusqu'en octobre (hachures verticales).

B) Diagramme climatique (température moyenne mensuelle et précipitations); en hachures verticales, période de forte pluviosité; en pointillés, période de sécheresse (3 mois).

C) Variations thermiques du 16 au 28 avril 1964.

I Température moyenne; II température maximale journalière; III température minimale journalière.

En hachures verticales est figurée la période de sortie des insectes adultes.

D) Variations de la luminosité en lux de 8 h à 18 h le 11 mai; les ordonnées donnent la luminosité en milliers de lux et les abscisses les heures de la journée.

I et II, zone clairsemée du peuplement (densité 250 à 260 sujets à l'hectare).

III peuplement dense de 400 à 450 sujets à l'hectare.

maximum à la partie sommitale de l'arbre (14 à 16 m) alors que le minimum se situe à 1 m du sol.

Tout comme la température, l'hygrométrie accuse des fluctuations très importantes puisque nous avons

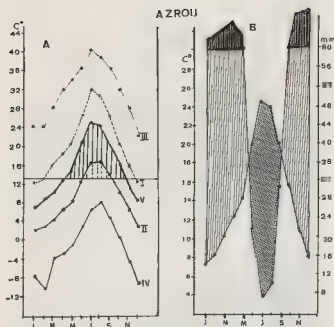


FIG. 3 — Données climatiques de la région d'Azrou (Maroc, peuplement de *Cedrus atlantica* du Moyen-Atlas).

A) Données thermiques de 25 ans.

- I : moyenne des maxima
- II : moyenne des minima
- III : températures maximales extrêmes
- IV : températures minimales extrêmes
- V : températures moyennes.

Les hachures verticales figurent les périodes autorisant l'émergence et la nutrition de *Cryphalus numidicus* Eichh.

B) Diagramme climatique de la région d'Azrou

En hachures verticales, période pluvieuse (en noir, précipitations supérieures à 80 mm); en poutillés, période sèche (de juin à fin septembre).

pu mesurer le 28 avril à 9 h 30 un taux d'hygrométrie de 92 % alors qu'elle ne dépassait pas 78 % à 12 m du sol; mais contrairement à la température, l'hygrométrie n'intervient que de façon secondaire car en présence d'une température et d'une luminosité propices une humidité même très élevée ne met pas obstacle à un envol intensif.

Précisons toutefois que le phototropisme positif indiscutable des *Cryphalus* se limite à la période d'émergence; si l'on teste des adultes prélevés entre leur et aubier 24 h après leur pénétration dans l'écorce, on constate que ces insectes sont devenus

nettement photonégatifs car ils se dirigent visiblement vers les branches abritées des rayons lumineux directs.

III. — PROCESSUS D'ATTRACTION

1. Choix de la plante-hôte.

Nos récentes recherches en Turquie, en Grèce et au Maroc, dans des stations bien différentes et sur des conifères très variés, ne font pas apparaître une stricte spécificité des *Cryphalus*.

Si en France le pouvoir attractif d'*Abies alba* reste supérieur à celui de *Picea* pour *Cryphalus piceae* RATZ., *C. abietis* RATZ. est connu sur *Abies pectinata*, *Picea excelsa*, *Pseudotsuga douglasii* et même sur *Larix* et *Pinus* (BALACHOSKY, 1949; CHARARAS, 1962). De leur côté INOUE et NOBUCHI (1957) signalent la présence de *C. piceae* RATZ. dans différentes régions du Japon sur *Abies mariesii*, *Picea jezoensis*, *Picea glehnii*, *Abies sachalinensis* et *Abies firma*.

Pour notre part, nous avons pu observer ces deux insectes (*C. piceae* et *C. abietis*) sur de nombreuses espèces d'*Abies* (*bornmülleriana*, *nordmanniana*, *cili-cica*, *equi-trojani*) et même sur *Picea orientalis* en Turquie, et en Grèce sur *Abies cephalonica* et les hybrides *A. alba* × *A. cephalonica*.

Par ailleurs, les essais d'infection expérimentale d'échantillons prélevés dans l'arboretum des Barres nous ont permis de vérifier que d'autres espèces d'*Abies* exotiques sont susceptibles de constituer des biotopes de sélection pour les *Cryphalus*.

Il en va de même pour *Cryphalus numidicus* Eichh. qui a été signalé comme parasite de *Pinus halepensis* mais qui s'attaque également à *Abies pinsapo* ou *Abies numidica* et que nous avons personnellement trouvé sur des branches de *Cedrus atlantica*; de PEYERHIMOFF (1935) admet même que *C. numidicus* Eichh. a été à l'origine le parasite spécifique du pin d'Alep, depuis l'Andalousie jusqu'en Grèce et en Berberie, puis il a disparu sur le pin d'Alep et il est passé sur le cèdre de Numidie.

Sur la base des résultats mis en évidence par des tests en présence d'échantillons de différentes essences résineuses, nous pouvons préciser que *C. numidicus* EICHH. n'est pas plus un parasite spécifique d'*Abies pectinata* que de *Cedrus atlantica* car ces deux essences exercent sur l'insecte un pouvoir attractif comparable.

De façon plus générale, l'étude du spectre d'odeurs nous a montré que ces trois espèces de *Cryphalus* peuvent se trouver attirées par les exhalaisons très différentes d'essences riches, les unes en α -pinène, les autres en β -pinène, d'autres encore en $\Delta 3$ -carène ou en limonène comme le font ressortir les osmogrammes. Pour déterminer le spectre d'odeurs respectif des différentes essences étudiées, nous n'avons pas pratiqué d'extraction ni de distillation fractionnée des constituants; nous avons analysé directement, grâce à une osmopile BERTON, les vapeurs exhalées par les branches ou les écorces des conifères. Après leur injection dans une colonne de chromatographie en phase gazeuse, les vapeurs donnent naissance, au niveau d'un complexe électrode-électrolyte, à un courant galvanique détecté et enregistré par un graphispot qui donne donc directement la composition des vapeurs odorantes en constituants alcools et terpènes (BERTON, 1959; CHARARAS, 1959; CHARARAS et BERTON, 1967).

Cette composition étant connue, nous avons analysé le processus d'attraction exercé par les conifères en prélevant les vapeurs exhalées par ces essences, aussi bien dans les conditions naturelles qu'en laboratoire, au moment de l'installation des insectes et nous avons pu dégager les conclusions suivantes.

2. Intensité de l'odeur.

L'intensité de l'odeur est fonction des constituants volatils de chaque espèce de conifères: il existe en effet des essences très riches en constituants volatils qui dégagent une odeur très intense, comme *Pinus nigra pallasiana* par exemple qui, avec 91,5 % d' α -pinène, 3,4 % de camphène, 2,7 % de β -pinène et 1,5 % de limonène, émet une odeur très forte à prédominance d' α -pinène. Chez cette essence, les

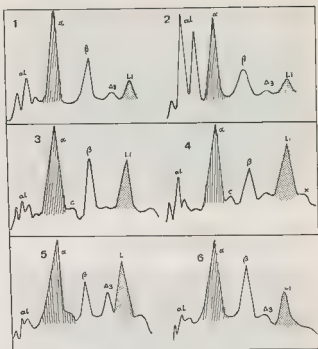


FIG. 4. — Détermination du spectre d'odeurs des divers conifères 1: *Abies cilicica* en bon état; 2: *Abies cilicica*, sujet au stade d'attraction (apparition des pics alcools); 3: *Abies cephalonica*; 4: *Abies marocana*; 5: *Picea orientalis*; 6: *Abies Nordmanniana*.

Noter la présence des différents constituants: al = alcools, α = α -pinène, β = β -pinène, $\Delta 3$ = carène, Li = limonène. Les osmogrammes font ressortir des variations quantitativement et qualitativement notables entre les constituants terpéniques des différentes essences.

osmopiles détectent donc un pic très marqué pour l' α -pinène et des traces d'autres constituants, alors que chez *Pinus hedreichii* qui contient 14 % d' α -pinène, 0,7 % de camphène, 0,8 % de β -pinène, 0,7 % de myrcène, 82,3 % de limonène et 0,3 % de $\Delta 3$ -carène, le spectre se trouve dominé par le limonène, composant moins volatil que l' α -pinène.

De nos recherches dans ce domaine nous avons pu conclure que l'évaporation dépend de la tension de vapeurs et du point d'ébullition, les constituants au point d'ébullition le plus bas se volatilisant les premiers; c'est ce qui explique que l' α -pinène (point d'ébullition 155°) soit nettement plus volatil que le limonène (point d'ébullition 178°).

Dans les conditions naturelles, l'intensité de l'odeur dépend des facteurs écologiques car les constituants terpéniques se volatilisent plus rapidement si la température est élevée, 40 à 45 °C par exemple, ce qui constitue la température maximale dans certaines régions méditerranéennes (Turquie, Grèce, Maroc). En revanche, une forte humidité freine l'évaporation des constituants terpéniques dont la volatilisation se trouve au contraire favorisée par l'existence de courants aériens très secs puisque dans ce cas nous avons pu enregistrer des courants galvaniques de 12 μ A au sein même d'un peuplement de conifères.

3. Variations des exhalaisons.

Les odeurs émises par les constituants terpéniques n'ont pas une intensité constante et l'on relève des fluctuations d'odeur non seulement d'une essence à l'autre mais aussi pour une même essence suivant les époques, avec une faible intensité pendant la période hivernale en raison de la basse température, et une forte intensité en été.

On enregistre également des variations avec l'âge du conifère, la station et l'état de vitalité. Chez les sujets récemment attaqués par les *Cryphalus* qui provoquent, comme tous les *Scolytidae*, des lésions au niveau de l'écorce, du liber et de l'aubier, il se produit une forte exhalaison des constituants volatils car les poches résinifères déchirées laissent exsuder rapidement les oléorésines. Dans le cas de *Cedrus libani* il se produit en outre un autre phénomène favorisant les sécrétions car cette essence réagit aux attaques de *Cryphalus numidicus* EICHH. en formant des canaux résinifères traumatiques riches en constituants volatils.

Enfin les sujets morts accusent de très importantes modifications du spectre d'odeurs au cours du processus de dépérissement :

- exhalaison d'une odeur intense lorsque l'arbre demeure encore en sève;
- activation de l'odeur lors de la pénétration des insectes;
- diminution de l'odeur lorsque l'arbre-hôte se

trouve en voie de dégradation (stade d'abandon par les *Cryphalus*).

— disparition de l'odeur chez un biotope abandonné depuis longtemps et parvenu au stade de décomposition avancée.

Comme nous avons pu le déterminer par des prélèvements et l'analyse des odeurs exhalées dans les conditions naturelles, les exhalaisons présentent des fluctuations importantes, d'une part selon l'essence considérée et d'autre part suivant les conditions écologiques. C'est ainsi par exemple que les branches d'*Abies* directement exposées au soleil exhalent des odeurs plus intenses que les branches situées dans une zone ombragée; de même, sur des branches coupées et laissées à terre au sein d'un peuplement, nous avons enregistré des odeurs d'intensité et de qualité très variables puisque l'odeur déjà intense à l'origine s'accroît encore lors de la pénétration des *Cryphalus*, pour accusé une très nette diminution au bout de 38 jours.

Nous pouvons donc en conclure qu'il existe un véritable « gradient d'odeurs » au sein de chaque station ou microstation.

4. Rôle écophysiologique des exhalaisons.

Il ressort de toutes nos expériences que les *Cryphalus* peuvent s'attaquer à de nombreuses essences résineuses, même lorsque le spectre d'odeurs diffère de celui de l'essence-hôte originelle puisque nous avons vu que *Cryphalus piceae* RATZ. peut s'installer sur *Abies alba*, *Picea orientalis*, *Abies cephalonica* parmi bien d'autres. Il en est de même de *Cryphalus numidicus* EICHH. que nous avons prélevé sur *Cedrus atlantica* au Maroc mais qui s'est adapté notamment sur divers *Abies* et *Picea*.

En dépit des différences notables du spectre d'odeurs que font apparaître les osmodiagrammes, nous avons constaté que l'absence d'un composé terpénique ou la présence d'un autre n'exercent pas d'action répulsive. En particulier une faible teneur en camphène en sus d' α -pinène, de β -pinène, de Δ^3 -carène et de limonène n'a pas mis obstacle à la pénétration des insectes.

Pour nos expériences nous avons même créé des spectres d'odeurs tout à fait différents de celui des hôtes habituels, par exemple en mélangeant de l' α -pinène, du β -pinène, du Δ^3 -carène, du cédrool et des traces de géraniol (1‰), ce qui nous a permis de vérifier la très grande souplesse d'adaptation de *Cryphalus piceae* RATZ. et de *C. numidicus* EICHH.

Loin de se classer parmi les espèces sténomères s'attaquant exclusivement à une essence bien déterminée, les *Cryphalus* étudiés font preuve au contraire d'une très large spécificité pour les conifères, pourvu que la source émettrice de molécules odorantes ne contienne pas de produit à teneur assez élevée pour provoquer une saturation des pores sensoriels.

À côté de l'attraction chimique exercée par les conifères il est indispensable d'évoquer le rôle des insectes pionniers dont l'installation détermine des modifications du spectre d'odeurs (apparition de pics alcools) qui sont la conséquence des fermentations, des lésions et de la présence même des insectes.

Rappelons que chez les *Cryphalus*, c'est la femelle qui pratique le trou de pénétration puis une plage évidée rappelant la chambre d'accouplement des *Scolytidae* polygames, bien qu'aucune des trois espèces étudiées ne soit polygame puisque le trou de pénétration est l'œuvre de la femelle; celle-ci est bientôt rejointe par un mâle et l'accouplement s'effectue dans l'espace évidé ou même parfois sur la face externe de l'écorce.

La fixation expérimentale d'insectes femelles sur des branches non encore attaquées nous a montré que les mâles s'orientent très nettement vers la zone hébergeant une femelle.

Avec l'arrivée des insectes mâles, il convient de différencier dans le processus d'occupation de la plante-hôte deux phénomènes distincts, d'une part une installation de nouvelles femelles et d'autre part une colonisation massive du sujet hébergeant les premières femelles, cette colonisation étant directement liée aux modifications du spectre d'odeurs. En fixant à intervalles égaux (85 cm) 9 femelles sur une branche de 4 m de long, nous avons pu dénombrer 6 jours plus tard 472 trous de pénétration dispersés sur toute la branche préinfectée, ce qui

explique la modification du spectre et l'accélération du processus attractif.

Il intervient donc, dans l'occupation d'un biotope, tout un ensemble de facteurs, les uns écologiques liés au milieu où se développent les conifères (état des peuplements, essences résineuses, conditions thermiques), les autres physiologiques déterminant le déclenchement du processus d'attraction (maturation des insectes, présence des femelles). C'est finalement l'interaction de tous ces facteurs complexes qui détermine la densité d'occupation des différents biotopes.

BIBLIOGRAPHIE

- BALACHOWSKY (A.), 1949. — *Coléoptères Scolytides. Faune de France*, N° 50, 320 p., 300 fig., Edit. Lechevalier.
- BERTON (A.), 1959. — Piles galvaniques sensibles à des traces de substances gazeuses, liquides ou solides. *Chimie Analytique*, 41, fasc. 9, 351-358.
- CHARARAS (C.), 1958. — Rôle attractif de certains composants des oléorésines à l'égard des *Scolytidae* des résineux. *C. R. Acad. Sc.*, 247, 1653-1654.
- CHARARAS (C.), 1962. — *Etude Biologique des Scolytides des Conifères*, 556 p., 282 fig., Encycl. Ent. XXXVIII, Edit. Lechevalier.
- CHARARAS (C.) et BERTON (A.), 1967. — Recherches sur les constituants odorants des exhalaisons terpéniques de diverses essences et sur leur action à l'égard d'*Ips sexdentatus* Boern. *C. R. Acad. Sc.*, 264, 1471-1474.
- GAUSSEN (H.), 1954. — *Géographie des plantes*, 224 p., 9 fig., Librairie Armand Colin.
- INOUE (M.) et NOBUCHI (A.), 1957. — A revision of *Cryphalus* species injurious to coniferous trees from Hokkaido, Japan (Col. *Scolytidae*). *Bull. of Gouver. Forest Exper. France*, 103, 359-408.
- KLEINE (R.), 1913. — Die geographische Verbreitung der Ipsiden. *Ent. Blat.* 9, 309-312.
- PEYERIMHOFF (P. de), 1933. — Les Coléoptères attachés aux Conifères dans le Nord de l'Afrique. *Ann. Soc. Ent. France*, 102, 359-408.
- SCHEDL (K.), 1959. — Borkenkäfer aus der Türkei. *Anzeiger für Schädlingskunde*, XXXII, 99-100.
- SCHEDL (K.), 1967. — Die Borkenkäfer von Griechenland und Cypern. *Notulae Entomologicae*, XLVII, 65-76.
- STEBBING (E.), 1914. — *Indian forest insects*, 648 p., 401 fig. Edit. Eyre et Spottiswoode.
- TREDL (R.), 1907. — Nahrungspflanzen und Verbreitungsgebiete der Borkenkäfer Europas. *Ent. Blat.*, 4, 2-4; 18-22; 37-42; 53-56; 69-72.

INTERPRÉTATION D'UN DÉPÔT COQUILLIER D'ÂGE RÉCENT SUR LA PLAGE DES BARONNETS PRÈS LE GRAU-DU-ROI (GARD)

par Agnès LAURIAT

Institut de Paléontologie
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

RÉSUMÉ

L'étude de l'important dépôt coquillier de la plage des Baronnets est un essai de reconstitution d'une thanatocoenose récente, de provenance inconnue. La sélection des valves à partir d'un type particulier de

cassures montre ici le rôle fondamental des courants dans le transport des coquilles et l'accumulation de la faune dans son gisement définitif.

ABSTRACT

The following observations are written from the elements of a thanatocoenosis, gathered by marine currents on the Baronnets beach, at the East of the Espiguette light-house and limited to a hole between small sandhills. That accumulation far enough from the sea does not include species coming from present shore. The whole fauna seems to belong to the same formation, easily recognizable by its orange-yellow colour and the aspect frequently baldy preserved of its shells.

The sorting of the valves points out to a special type of fractures which sets up the dominating action of

the currents in carrying of shells and accumulation of that fauna into its final deposits.

No arguments allowing to connect the shelly Baronnets deposits to a known geological formation, the analysis of the elements of that thanatocoenosis leads us to the following conclusions: first, carrying to a great distance (sorting of the valves according to their fractures) of a littoral fauna (low bathymetry), coming from not very different biotopic surroundings (chiefly sandy medium); secondly, recent Quaternary, either the top of the Tyrrhenian, or perhaps even the limit of the Holocene.

INTRODUCTION

Les observations qui suivent * sont faites à partir d'éléments d'une thanatocoenose déposés par les courants marins sur la plage des Baronnets à l'Est du phare de l'Espiguette (fig. 1) et limités à un creux

entre des petites dunes. Cette accumulation suffisamment loin de la mer ne contient pas de formes provenant du rivage actuel. Tout paraît appartenir à la même formation, facilement reconnaissable à sa couleur jaune orangé et l'aspect souvent usé des coquilles.

(*) J'adresse mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur J. Roger qui m'a guidée sur le terrain de mes récoltes et fait connaître les diverses formations quaternaires et actuelles de la région

I. — COMPOSITION FAUNIQUE

Notre récolte laisse apparaître un petit nombre d'espèces, chacune plus ou moins bien représentée. L'exploitation des divers lots de ce gisement montre que la liste ci-dessous semble correspondre assez bien à la réalité. Citons, par ordre de fréquence, et mis à part quelques Gastéropodes : *Chamelea gallina* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), *Cardium* (*Acanthocardia*) *tuberculatum* L., *Mimachlamys varia* (L.), *Lyropecten* (*Aequipecten*) *opercularis* (L.), *Donax* (*Serrula*) *trunculus* (L.), *Macra corallina* (L.), *Anomia ephippium ephippium* L., *Ostrea edulis edulis* L., *Solecurtus antiquatus* Pult.

II. — DESCRIPTION

Nous constatons qu'il existe presque toujours une sélection des valves avec une nette dominance de valves gauches. Une distinction est à faire entre les coquilles équivalves et les coquilles inéquivalves. Par exemple, chez *Ostrea*, il n'est pas surprenant de récolter uniquement les valves operculaires qui sont libres et toujours plus légères que les valves profondes. Le poids très léger d'*Anomia* conduit à supposer que les valves operculaires ont subi une sélection différente et que les valves profondes remplacent, à surface et poids voisins, les valves droites des Huitres. Notons que les valves d'*Ostrea* et d'*Anomia* sont rarement brisées, et ceci peut être dû à leur structure feuilletée.

Si l'on considère séparément *Cerastoderma edule*, percé d'un trou dans la région du crochet, et les Pectinidés brisés suivant l'axe umbo-ventral, les autres espèces, toutes équivalves et, nous l'avons dit, presque exclusivement représentées par des valves gauches, ont une cassure d'un type particulier; cette cassure, le plus souvent anguleuse, se situe en prin-

cipe dans la région postérieure. Mettons à part *Chamelea gallina* qui comprend, comme les autres formes, des valves gauches cassées postérieurement, mais aussi plusieurs valves droites cassées postérieurement et également quelques valves droites cassées antérieurement. De plus, de rares valves de cette espèce sont entières.

III. — INTERPRÉTATION

A) SÉLECTION PAR LES COURANTS.

Il ressort de cette brève analyse que la présente thanatocoenose paraît être l'objet de deux facteurs apparemment simultanés : le mode particulier de cassure (anguleuse) et la sélection des valves (gauches). Nous allons tenter de montrer comment l'action extrêmement sélective des courants peut conduire à un tri mécanique aussi spectaculaire.

En premier lieu, notre récolte doit être comparée avec les populations voisines, qui sont des accumulations de même type, comblant des dépressions entre des petites dunes et renfermant à peu près les mêmes espèces. Tout ce matériel a été redistribué dans ces petites cuvettes par les courants, apparemment au hasard, mais en fait sélectivement, et provient d'une grande thanatocoenose pour le moment d'origine inconnue. Ainsi, nous sommes en présence d'une petite partie d'un tout qui serait composé d'individus parfois entiers, mais le plus souvent cassés, ce qui a favorisé leur transport. L'aspect usé des coquilles permet de penser qu'elles viennent de loin, mais il n'est pas exclu qu'elles aient aussi été usées dans leur(s) gisement(s) primitif(s), étant donné que c'est là vraisemblablement qu'elles ont été cassées. Cependant usure et cassure ne sont pas nécessairement simultanées. Une valve est stable lorsqu'elle est entière et qu'elle repose le dos tourné vers le haut. L'instabilité mécanique des valves provient de leur cassure, facteur qui favorise leur transport. Nous allons expliquer comment le transport a pu se

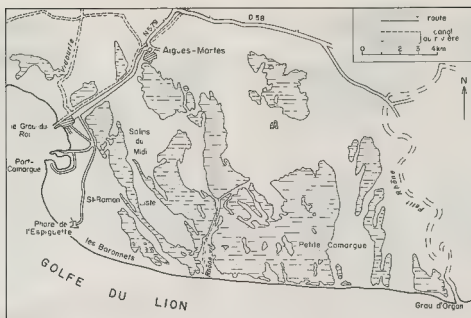


FIG. 1. — Carte de situation

faire, mais nous pouvons déjà l'imaginer par l'observation différentielle des quelques populations qui ont été l'objet de nos récoltes.

C'est, nous l'avons dit, à cause de sa richesse en coquilles que nous nous sommes volontairement arrêté à la thanatocoenose précédemment décrite. Elle est, nous semble-t-il, le terme d'un long voyage au cours duquel la sélection progressive par les courants marins a fait apparaître un type de valves avec un type de cassures. Des thanatocoenoses environnantes, c'est celle qui illustre de la façon la plus spectaculaire le plus grand degré de sélection. Ainsi, déjà sur la plage des Baronnetts, on voit des petites nuances dans les dépôts, car les coquilles sont regroupées morphodynamiquement. Il faudrait disposer certes d'un meilleur échantillonnage, mais nos prélèvements comparés à d'autres prélèvements effectués dans les mêmes conditions sont malgré tout un reflet assez fidèle de la réalité : mêmes espèces, même proportion relative des individus qui composent ces espèces, mêmes dimensions des valves, même type de cassures; mais, fait important, parfois aussi des formes entières plus nombreuses.

Nous estimons que la faune primitive était extrêmement riche et de provenance assez lointaine, comme permet de le penser le degré très précis de sélection des valves. En effet, c'est à partir d'un grand nombre d'individus d'une part et sur un long parcours d'autre part soumis à des courants agissant sélectivement et maintes fois répétés, ou un parcours moins long soumis à des courants moins souvent répétés, que l'on peut obtenir un tri mécanique aussi remarquable. La présence éparse (de Sète au phare de l'Espiguette) de valves qui paraissent provenir de la même formation apporterait un argument en faveur de la grande distance d'origine de la thanatocoenose primitive, qui s'est accumulée dans sa quasi-totalité aux Baronnetts.

Originellement, dans la thanatocoenose primitive, avant le transport et pendant l'accumulation des coquilles qui s'est faite nécessairement en plusieurs fois (grande quantité et biotopes légèrement différents) ou après cette accumulation, les valves ont été brisées mécaniquement par les courants marins. Toutes sortes de cassures se sont produites (fig. 2) et certaines valves ont résisté aux chocs parce qu'elles étaient plus solides ou que les chocs eux-mêmes

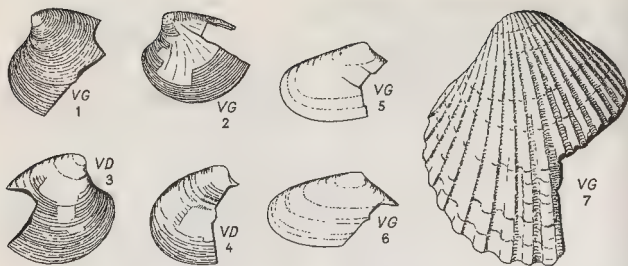


FIG. 2. — Exemples de cassures chez des Hétérodontes récoltés sur la plage des Baronnets.
1 à 4 : *Chamelea gallina* (L.); 5 et 6 : *Donax (Serrula) trunculus* L. 7 : *Cardium (Acanthocardia) tuberculatum* L.

variables ont été amortis par l'accumulation d'autres valves, ou bien qu'elles n'ont pas reçu de chocs. La cassure est à la fois fonction de l'agent mécanique et de la microstructure de la coquille. Nous prendrons comme exemple : *Chamelea gallina*, et observons au moyen de formes actuelles comment se produit l'effet clastique. Il suffit d'entrechoquer sans grande violence une vingtaine de coquilles pour voir apparaître une ou plusieurs fissures radiales, nettement visibles dans la région du bord ventral et s'amincissant jusqu'à disparaître à mi-hauteur des valves ou à leur tiers supérieur. Si la fissure rencontre un arrêt de croissance, il n'est pas rare qu'elle longe cette ligne, bien reconnaissable sur le dos de la coquille puisqu'elle correspond à une modification de l'ornementation, et qu'elle rejoigne une autre fissure radiale. Lorsque les chocs sont répétés, le volet entaillé tombe. Ainsi se trouvent expliquées les encoches situées soit dans la région postérieure, soit dans la région antérieure de *Chamelea gallina* provenant des Baronnets; nous aborderons plus loin le problème de la sélection des valves gauches et des valves droites. Toutes les cassures anguleuses ou même rectilignes de ces spécimens sont dues à des chocs sem-

blables dont l'impact peut se faire en n'importe quel point fragile de la coquille; mais, fait important, la première fissure qui s'agrandit avec la répétition des chocs, est en principe déterminante pour le type de cassure définitive. Il n'est donc pas nécessaire de faire appel à des agents mécaniques violents pour obtenir de telles brisures. Nous pensons qu'une agitation des eaux de force moyenne, voire faible, mais suffisamment longtemps entretenue, est un argument valable pour interpréter ces cassures. On peut faire en tous points le même raisonnement pour les grosses coquilles, exemple : *Cardium (A.) tuberculatum*. Mais il a fallu des chocs certes plus violents et cela est concevable, car les courants ont sûrement agi avec une grande force pour déplacer une telle quantité de coquilles aussi loin.

La localisation très fréquente des cassures anguleuses dans la région ventralo-postérieure pourrait éventuellement s'expliquer par une moindre résistance du test au niveau du sinus palléal (exemples : *Chamelea*, *Donax*, *Macra*). Mais un tel argument ne tient pas puisque *Cardium (A.) tuberculatum*, possédant une ligne palléale simple, est cassé postérieurement et de la même façon. On pourrait également

dire que la région ventralo-postérieure des valves présente une surface d'attaque plus grande puisqu'elle est en général plus largement développée. Mais *Donax*, à crochet opisthogyre, est précisément cassé dans la région postérieure, la moins développée. Dans le cas particulier de ce genre opisthogyre, les valves gauches se comportent morphodynamiquement comme des valves droites. Jusqu'à présent nous avons rencontré trop d'exceptions à chaque argument pour confirmer la règle d'un agent mécanique qui briserait les coquilles dans un sens préférentiel. Ainsi ces réflexions nous conduisent à aborder le problème de la sélection des valves après leur brisure.

Rappelons que lors de la description de la thanatocoenose notre attention a été retenue par la très nette dominance des valves gauches cassées postérieurement. Et chez *Chamelea gallina*, la sélection des valves et des cassures se trouve renforcée du fait que les valves droites sont cassées antérieurement. Néanmoins bien que peu nombreuses, nous possédons aussi de rares valves droites de cette espèce cassées postérieurement. Et dans les thanatocoenoses voisines on observe les quatre possibilités, bien entendu toutes proportions gardées. Il n'y a donc pas de règle absolue. Nous pensons même que si nous étions placé devant la thanatocoenose primitive, nous dirions ceci : grande accumulation de valves, pour la plupart brisées. Nous ne verrions sans doute pas de type de cassures préférentiel, car tous les cas peuvent s'y rencontrer. Ce sont les courants transportant les coquilles qui ont agi sélectivement.

Ces courants marins, de force variable et au total unidirectionnels, ont provoqué le déplacement des coquilles vers les Baronnets, en les sériant d'après leurs caractéristiques morphodynamiques particulières. Par là nous voulons dire qu'après la mort des individus, leur transport et leur accumulation, d'autres courants sont intervenus, agissant avec des forces différentes pour donner des dépôts décalés dans l'espace et dans le temps. La reprise systématique de ces dépôts, vraisemblablement déjà triés au cours de leur accumulation, aboutit à la formation de la grande thanatocoenose (dernière étape) des Baronnets, inégalement répartie dans plusieurs cuvettes. Au

regard de leurs cassures différentes, ce ne sont pas les mêmes courants qui ont déplacé *Chamelea gallina* et *Cerastoderma edule* (ce dernier étant percé d'un trou dans la région umbonale, là où le test est le plus mince). Ce ne sont pas exactement les mêmes courants qui ont apporté *Chamelea gallina* et *Cardium (A.) tuberculatum* : pour déplacer *Cardium (A.) tuberculatum*, à grande capacité, il a fallu des courants plus forts et souvent répétés. Ce ne sont pas non plus les mêmes courants qui ont agi sur les valves entières et les valves brisées, sur les valves gauches et les valves droites. Peut-être d'ailleurs étaient-elles déjà sélectionnées à leur arrivée dans la thanatocoenose primitive ? Ou alors les forces provoquant le déplacement des valves gauches n'avaient-elles sans doute pas de prise, ou peu de prise, dans cette thanatocoenose sur les valves droites car, séparées auparavant ou connexes à leur arrivée et séparées sur place, elles étaient nécessairement disposées d'une manière différente ? Ou encore, toutes les valves ou presque toutes, gauches et droites, entières et brisées, ont-elles été déplacées une première fois par des courants très forts et qu'après seulement d'autres courants ont agi sélectivement ? A partir de cela tous les intermédiaires sont possibles.

Ainsi, par un raisonnement très simple, en reconstituant l'histoire de l'accumulation des coquilles par les courants, nous avons essayé de comprendre la formation de la thanatocoenose primitive, puis le type de cassures des valves dans cette même thanatocoenose, en reproduisant en laboratoire certaines étapes de l'effet élastique, et enfin le transport par des courants très sélectifs d'une partie de cette population vers la plage des Baronnets.

B) HYPOTHÈSES SUR LE LIEU D'ORIGINE ET L'ÂGE.

Il convient maintenant d'essayer de définir le lieu d'origine et l'âge de la thanatocoenose des Baronnets. C'est, nous l'avons dit, la grande accumulation de ces coquilles de couleur jaune orangé, usées et cassées, qui attirera rapidement notre attention et nous fit évoquer d'emblée et à l'aide d'autres éléments un

âge plus ancien que celui de l'environnement direct. Accumulation, usure et cassure ne sont pas en soi des critères chronologiques. Cependant, nous allons considérer successivement ces facteurs auxquels nous adjoindrons d'autres facteurs plus significatifs, tels que la couleur et surtout la taille des espèces. Notons que les espèces elles-mêmes et leur type d'association ne présentent pas d'archaïsme. Le point de vue géologique pourrait conduire à faire de cette formation la continuation éventuelle d'un cordon quaternaire récent reconnu comme tel de Sète à Aigues-Mortes et mal défini au-delà de cette deuxième localité. Mais nous rejetons fermement l'hypothèse de leur contemporanéité, car les associations spécifiques ne sont pas les mêmes, et si la différence de couleur des deux formations n'est pas un argument suffisant, les variations dans l'épaisseur du test de l'une à l'autre sont une indication très nette de conditions de milieu tout à fait différentes. La présence éparse de ces coquilles jaune orangé sur la côte et même en arrière de la thanatocoenose des Baronnetts apporterait un argument en faveur d'un transport à longue distance de toute une population, peut-être accumulée primitivement dans la mer au large des côtes actuelles ou encore près du rivage, mais en un point très éloigné de notre dépôt. Malheureusement, nous n'avons pu retenir d'indication précise sur la provenance de cette faune. N'ayant pu être rattachée à aucune des formations quaternaires de la région (cordons), il demeure difficile de lui attribuer un âge exact. Tout au plus peut-on dire que la thanatocoenose des Baronnetts est une accumulation très récente, mais dont le lieu d'origine et l'âge réel nous sont encore inconnus. Nous allons examiner d'une façon plus détaillée ce que chacun des critères énoncés précédemment peut apporter comme complément à cette étude; nous envisagerons ensuite l'évolution des faunes méditerranéennes au cours du Néogène pour n'en retenir que les dernières étapes, celles qui permettront de mieux situer la thanatocoenose des Baronnetts dans le temps.

Il n'est pas rare de rencontrer des coquilles accumulées en grande quantité en certains points d'une plage ou entre deux épis. Leur état de conservation

peut être très variable, tant par l'usure que par la cassure. Rien n'indique alors que l'on a affaire à une population déjà ancienne. Cependant le type de cassures préférentiel examiné précédemment permet de supposer un long parcours étalé dans le temps. Certes, le tri mécanique peut se faire rapidement, mais il est plus logique d'introduire la notion de durée.

Un des aspects qui fut pour nous le plus frappant est la couleur jaune orangé de toute la thanatocoenose. Néanmoins nous n'avons pas cité en premier lieu ce caractère, car des coquilles actuelles, provenant du même rivage et possédant encore un reste de ligament, montrent parfois des taches de cette coloration. Nous excluons *Cardium (A.) tuberculatum* originellement de teinte fauve. En définitive, nous pensons que la couleur jaune orangé étendue à la coquille toute entière et à la quasi-totalité de la population, ajoutée aux autres caractères, incline à faire de la thanatocoenose des Baronnetts une formation déjà ancienne.

Un examen plus attentif fait apparaître un caractère d'une grande importance : la taille des individus. En effet, comparées aux formes actuelles de Port-Camargue par exemple et de la même région, nos espèces atteignent dans l'ensemble des dimensions supérieures. Cependant, de nos jours, ces mêmes espèces ont des représentants de grande taille, comme le montrent des récoltes éparées; mais cela concerne bien souvent des variations maximales prises au hasard, dans des conditions de développement différentes ou bien provenant d'une autre région, et non une population homogène comparée à d'autres populations homogènes de la même région. Ce n'est pas un caractère négligeable, sachant par ailleurs que les formes pliocènes et même quaternaires de la Méditerranée atteignent souvent de grandes dimensions.

L'accès au monde fossile serait simple, certes, si la thanatocoenose des Baronnetts renfermait des espèces disparues aujourd'hui. Or il n'en est rien. Peut-être serait-on un peu guidé si le type d'association des espèces présentait un quelconque caractère archaïque ou même une variante par rapport à l'environnement immédiat comme l'indiquent si bien les

composants fauniques du cordon quaternaire précité. Là aussi les éléments font défaut. La résolution du problème sera probablement apportée par une plus grande connaissance géologique de la région (terre et mer). Cependant, en présence de toutes ces données et au moyen d'arguments paléontologiques, nous allons tenter d'appréhender l'origine temporelle de cette thanatocoenose.

Pour les raisons évoquées précédemment, il n'est pas contestable que la formation étudiée appartient à une période très récente du Quaternaire. Etant donné que ni les espèces rencontrées, ni leur type d'association n'apportent de renseignement sur l'âge même de cette population, nous sommes parfois conduit à faire appel à des caractères négatifs qui, s'ils ne sont pas les arguments souhaités, permettent malgré tout de poser quelques limites au sujet. Il nous paraît nécessaire de donner un bref aperçu de l'histoire climatique des Bivalves au Néogène en Méditerranée occidentale et même dans le domaine atlantique. Nous ne parlerons pas des Gastéropodes que nous connaissons trop insuffisamment. Notons néanmoins que la sensibilité de ces derniers aux variations de température est toujours plus grande et que, par conséquent, les formes émigrées et disparues sont plus nombreuses.

La mise en place des faunes modernes commence vraiment au Burdigalien. Au Miocène moyen, l'Europe occidentale montre un climat uniformément chaud, à caractère sub-tropical, même dans les régions les plus septentrionales (de la Belgique à l'Allemagne du Nord). Les espèces sont nombreuses et présentent un endémisme plus ou moins fort suivant les groupes et également en rapport avec les conditions paléogéographiques environnantes. Au début du Pliocène, les influences nordiques, qui ne sont pas encore froides, apparaissent franchement en Atlantique. Le Redonien illustre parfaitement cet état de fait : à mi-chemin entre le domaine méditerranéen et le domaine nordique, le bassin de la Loire — ainsi que les régions qui lui sont annexées — est le point de rencontre des influences toujours chaudes venues du Midi et à tendance moins chaude venues du Nord. Par sa situation géographique, le Redonien occupe

naturellement un carrefour climatique. C'est aussi une charnière stratigraphique car, si un certain archaïsme reste encore observable, l'on trouve déjà de nombreuses formes actuelles et parmi celles-ci beaucoup se rencontrent aujourd'hui en Méditerranée sur les côtes d'Espagne et de Tunisie. Cette transposition, choisie avec intention, traduit bien le refroidissement progressif des mers de l'Europe occidentale, refroidissement qui s'est évidemment effectué du Nord vers le Sud pendant tout le Néogène. Les influences froides ne se font donc pas encore sentir au Pliocène dans la Méditerranée. Les faunes y sont toujours très riches et s'appauvriront seulement à la fin de cette période et pendant tout le Quaternaire.

La thanatocoenose des Baronnets ne renferme pas d'espèces caractéristiques du Pliocène, comme on en rencontrera dans les niveaux de cet âge à la carrière Broussan, près St-Gilles-du-Gard. Aucune ressemblance véritable n'existe entre ces deux niveaux. Dans le détail, pour illustrer certaines de leurs différences, même mineures, citons par exemple une espèce commune aux deux gisements, *Anomia ephippium*. Il semble bien qu'à la carrière Broussan l'on ait affaire à la forme pliocène *rugulosostrata* Brocchi in Bronn, considérée aujourd'hui comme une sous-espèce limitée au Miocène et au Pliocène. Peut-être le changement se fait-il même dans les niveaux inférieurs du Quaternaire. La forme des Baronnets, en dépit de son aspect usé, ne montre pas d'ornementation striée et se rattache à l'espèce actuelle. Ces nuances, apparemment sans grande valeur, permettent de noter des différences qui, si elles sont confirmées par ailleurs, contribuent à caractériser des niveaux. Malheureusement, au Néogène, l'établissement de ces différences est souvent contredit par les nombreuses variations morphologiques des espèces à vaste répartition stratigraphique. Peut-on dire qu'il s'agit réellement de la même forme durant tout le Néogène, subissant quelques modifications de moindre importance, ou doit-on retenir une forme ancestrale et une forme moderne ? Pour répondre à cela, il est avant tout nécessaire de disposer de populations riches en individus et de provenances diverses. A vrai dire, l'espèce elle-même n'est pas remise en cause, mais ces remarques en élargissent le sens. Les variations

n'en demeurent pas moins des éléments fondamentaux pour expliquer les différences stratigraphiques et géographiques, en fait pour comprendre les populations. La notion de sous-espèce chez les Bivalves sera utilisée dans les études de détail, car elle apporte une précision supplémentaire sur l'âge d'un gisement (sous-espèce stratigraphique) et aussi sur les conditions de milieu (sous-espèce géographique). Il n'est pas rare de remarquer que la forme ancestrale d'une espèce, autrement dit sa sous-espèce stratigraphique, ou bien une espèce archaïque voisine rattachée au même groupe (espèce au sens large), est retenue comme variété actuelle de la-dite espèce. Donnons pour exemple un groupe très bien représenté dans la région étudiée, celui de *Cerastoderma edule*. Ainsi, *Cerastoderma umbonatum* (Wood), espèce du Pliocène nordique, est aussi une forme pliocène et actuelle de *Cerastoderma edule* en Méditerranée. On pourrait multiplier les exemples.

Au Calabrien, le refroidissement général dû aux premières glaciations entraîne vers le Sud des espèces à affinités tout à fait septentrionales qui disparaîtront en partie lors des réchauffements ultérieurs. Notre thanatocoenose ne contient aucune de ces formes qui d'ailleurs sont rares. Elle ne contient pas non plus d'espèces sénégalaises arrivées aux périodes de réchauffement, et qui sont en général peu nombreuses. Si *Cerastoderma edule* présentait dans ses variations quelques points communs avec les très nombreux spécimens du cordon quaternaire entre Sète et Aigues-Mortes, nous pourrions voir une corrélation possible entre le dépôt des Baronnets et un niveau du Quaternaire de Calabre (sommet du Calabrien) pour lequel GIGNOUX (1913) décrit p. 419 et figure pl. XVII, fig. 10 et 11, une forme aussi géante qu'épaisse, pas très éloignée morphologiquement de *Cerastoderma umbonatum* et à laquelle il donne le nom de *coironensis*. Mais aux Baronnets, *Cerastoderma edule* est une forme banale qui rentre parfaitement dans le cadre des variations de l'espèce actuelle en Méditerranée.

En définitive, le refroidissement relatif de la Méditerranée conduit à un appauvrissement de sa faune en formes chaudes, non compensé par la

pénétration, pour des raisons climatiques, de certaines formes atlanto-nordiques qui, elles, ont en revanche enrichi les côtes de la Manche et de l'Atlantique.

CONCLUSION

Faute d'arguments permettant de rattacher le dépôt coquillier des Baronnets à une formation géologique connue, l'analyse des éléments de cette thanatocoenose nous conduit à retenir les conclusions suivantes : premièrement, transport à grande distance (sélection des valves par leurs cassures) d'une faune littorale (bathymétrie faible) provenant de biotopes très peu différents (milieu sableux dominant); deuxièmement, âge récent du Quaternaire, soit le sommet du Tyrrhénien, ou peut-être même la limite de l'Actuel.

BIBLIOGRAPHIE

- BUCQUOY (E.), DAUTZENBERG (Ph.) et DOLLFUS (G.), 1887-1898. — Les Mollusques marins du Roussillon. II. Pélécytopodes. J.B. Baillière, Paris, 884 p., 99 pl.
- GIGNOUX (M.), 1913. — Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile. *Ann. Univ. Lyon*, n.s., I - Sc., Méd. - fasc. 36, A. Rey, Lyon, p. I-XXIV, 1-693, 42 fig., 21 pl., tabl.
- LECOINTE (G.), et al., (1952). — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc. II, Paléontologie. *Prot. Rep. fr. Maroc, Div. Min. Géol., Serv. Géol.*, Paris, Notes Mém., n° 99, p. 1-173, 13 fig., 28 pl.
- POIRIER-BOEGEAT (Cl.), 1972. — D'après l'étude analytique d'échantillons récoltés sur les plages du Gard, essai de définition de types de thanatocénoses. *Trav. Lab. Paléont., Orsay*, 148 p., 35 fig., 2 pl., 26 tabl.
- ROGER (J.), 1970. — Premier rapport d'ensemble sur le programme d'études paléocécologiques au Centre de Paléontologie écologique et biostratigraphique de la Faculté des Sciences d'Orsay. *Trav. Lab. Paléont., Orsay*, 20 p., 5 fig.
- ROLIN (M.F.), 1971. — Etat des restes de Lamellibranches dans les thanatocénoses et relations avec les conditions de formation : les cassures. *Trav. Lab. Paléont., Orsay*, 77 p., 7 pl.

RAPPORTS DU POLYCHÈTE TUBICOLE *LAGIS KORENI* MALMGREN AVEC SON SÉDIMENT, D'APRÈS QUELQUES RÉCOLTES NORMANDES

par Jean VOVELLE (1), Louis CABIOCH (2) et Pierre LE GALL (3)

RÉSUMÉ

Des récoltes de Lagis koreni portant sur 4 ans (1969-73), à la grève du Home Varaville et par dragage en 13 points de l'estuaire de la Seine ont permis par l'examen de tubes juvéniles et l'analyse granulométrique détaillée de segments de tubes de diamètre croissant, de préciser les rapports du Polychète avec son sédiment. Dans des sables dont la taille moyenne des grains est de 125 μ mais qui peuvent être plus vaseux ou plus coquilliers, l'animal choisit au cours de sa croissance des éléments dont la taille passe de 50 μ à 315 μ . Exceptionnellement

*en milieu vaseux des grains plus fins que la moyenne sont retenus. Fréquemment chez l'animal adulte une alternative de choix apparaît entre les grains siliceux sphériques et des plaquettes-coquillères plus grandes (400 μ) mais de même épaisseur. Dans le cas général l'appareil de calibrage marquant une allométrie mino-
rante par rapport au diamètre du tube, l'évidente sélection des grains les plus gros du sédiment se stabilise rapidement.*

SUMMARY

Numerous populations of Lagis koreni have been collected for 4 years on the shore in Le Home Varaville, and dredged on 13 places in the Seine estuary. Measurements on juvenile tubes and detailed granulometric analysis of segments of tubes with increasing diameters led us to precise the relations of the worm with its sediment. Within sands the grains of which are of medium size 125 μ , but which may be more muddy or conchitic, during its own growth, the animal chooses

elements the size of which increases from 50 μ to 315 μ . Exceptionnally, amidst mud, thinner sands than usual are kept. With the adult animal, frequently appears an alternative choice between sperical siliceous grains and larger conchitic plates (400 μ) showing a same thickness otherwise. As a general case, the gauging apparatus being concerned with a minoring allometrical growth, the evident selection of the bigger grains out of the sediment quickly settles down.

Le présent travail fait suite à trois approches préliminaires du problème des rapports de la Pectinaire (*Lagis koreni*) avec le sédiment meuble qui l'héberge, par l'intermédiaire du tube qu'elle construit

à ses dépens. Dans une première note (VOVELLE, 1963) on a pu reconnaître par des méthodes granulométriques que le sable de la plage bretonne de St-Michel en Grève était interprété de façon très diverse

(1) (Avec l'aide technique de M^{lle} M. GRASSEY) Histologie et Cytologie des Invertébrés marins Université de Paris 6. 7, quai St-Bernard, 75005

(2) Station Biologique, Roscoff, 29 N.

(3) Laboratoire maritime, Luc-sur-Mer, 14.

par les polychètes tubicoles (dont *Lagis*) qu'on y récolte, et que le tri de grains grossiers cimentés dans la paroi du tube est plus ou moins sélectif suivant l'espèce envisagée. Dans un deuxième temps (VOVELLE, 1971), la coexistence dans des aires de répartition voisines du Gullmarfjord de quatre *Amphictenidae* (dont *Lagis koreni*) a conduit à envisager pour chacun d'eux une « caractéristique spécifique » de la dimension des grains du tube, plus en rapport avec les dimensions des organes constructeurs du ver qu'avec le sédiment d'accueil. La récolte simultanée à Helsingør de l'adulte et des premiers stades post-larvaires construisant un tube arénacé a permis de donner une dimension temporelle à cette caractéristique et de proposer pour *Lagis* une courbe traduisant l'évolution des besoins de l'animal en grains de plus en plus gros (VOVELLE, 1973) et marquant par rapport à la croissance du ver une allométrie minorante des organes impliqués dans la construction.

L'étude de quelques populations normandes, de l'embouchure de l'Orne à l'estuaire de la Seine, correspond à des enquêtes moins ponctuelles dans le temps et dans l'espace et impose une réévaluation critique des hypothèses précédentes. Elle bénéficie de l'examen, suivi pendant des années par l'un de nous (LE GALL) des points de récoltes de Pectinaires voisins de la Station de Luc-sur-Mer, à la grève d'Hermanville et surtout du Home Varaville, et aussi des campagnes de récolte du *Pluteus* II menées en baie de Seine en 1971-72-73 (CABIOCH), correspondant en particulier à des récoltes de tubes juvéniles. Le rapprochement des deux séries de données permet :

- de contrôler les résultats précédents, notamment ceux d'Helsingør, par l'établissement de nouvelles courbes de croissance des grains ou tubes;
- d'envisager les divers facteurs limitants déterminant l'aire de répartition de *Lagis koreni* dans les fonds considérés, les observations rassemblées devant enrichir le « dossier de l'espèce » déjà proposé par AMOUREUX (1966) et méritant la comparaison avec des résultats portant sur des animaux d'éthologie voisine (travaux de PEQUIGNAT sur les *Echinocardium* de la baie de Seine 1970);

• d'apprécier les possibilités de déplacement des Pectinaires, et partant de leur adéquation active au sédiment. Rappelons que Thorson a suggéré, dans une hypothèse qu'on a pu nuancer, l'éventualité d'une métamorphose différée permettant à la larve de choisir son substratum. Nous savons, à propos de *Sabellaria alveolata* (VOVELLE, 1965), que tel sable granulométriquement favorable à la construction initiale peut devenir impropre aux besoins de l'adulte et dans ces conditions la Pectinaire qui n'est pas définitivement attachée comme l'Hermelle à son récif, trouve peut-être dans le lieu initial d'implantation une simple « nursery ». Quant aux déplacements de l'adulte ils peuvent être accidentels si l'on considère les individus qu'AMOUREUX suppose « arrachés à leur habitat ordinaire » et « réimplantés provisoirement à des niveaux plus élevés ». Dans cette hypothèse, on devra se demander si les récoltes à la grève correspondent à des transuges de l'étagé médio littoral (1), et si par conséquent elles ont une représentativité atténuée, ou bien plutôt si les conditions marginales de leur implantation sont significatives;

• de poser enfin le problème de la longévité de l'espèce. Il faut reconnaître que les données fournies à ce propos par FAUVEL (1903) à partir de récoltes à la grève en Normandie (Merville, Le Home et Tatihou) sont beaucoup plus difficiles à interpréter que les résultats obtenus par NILSSON (1924) à partir de dragages périodiques et réguliers durant toute une année dans le Gullmarfjord. On peut se demander si la conclusion de NILSSON « je ne peux expliquer ces faits autrement qu'en admettant que dans la baie de Kristineberg *P. koreni* est annuelle » est transposable aux populations normandes.

Nuançant certaines conclusions trop formelles des articles précédents, précisant certaines des hypothèses exposées, le présent article ne repose pas sur des prospections suffisamment complètes, aussi bien géographiques que saisonnières, pour apporter des réponses définitives à tous les problèmes qu'il permet de mieux cerner. C'est un bilan objectif pour lequel

(1) Suivant le terme d'AMOUREUX. Peut être plus précisément la zone de l'étagé infralittoral

les précisions méthodologiques (notamment en ce qui concerne la définition quantitative de chaque récolte) ont paru importantes et ont mérité d'être développées en conséquence.

TECHNIQUES D'ETUDE

a) PRINCIPE DE LA RÉCOLTE.

Sédiments. Les récoltes d'animaux à la grève ou par dragage, ont systématiquement été accompagnées d'un prélèvement de sédiment pour comparaison. A la grève, il s'agit, dans la zone où la population est la plus dense, d'un échantillon de 100 à 200 grammes de sable, dans les 10 cm superficiels habités par le ver. En dragage, un échantillon représentatif du contenu de la drague est mis à part préalablement à tout rinçage et tamisage pour donner une approximation satisfaisante de la fraction vaseuse.

Tubes. A la grève, les récoltes d'animaux se font sans choix, petits et gros tubes sont ramassés de façon aléatoire, pour traduire le plus fidèlement possible la population concernée. Lorsque, par exemple au Home en avril 73 les vers en place se trouvent voisins des vers « épaves » non encore réimplantés, les deux lots ne sont pas mélangés. La densité de la population ne peut être appréciée qu'approximativement par l'abondance de la récolte (allant par exemple de 400 à 50 individus) dans le temps de la basse mer au niveau inférieur des vives eaux peuplé par *Lagis*.

Lagis. En dragages, le nombre d'animaux (ou de tubes vides, et parfois noircis, plus fréquents qu'à la grève notamment dans les vases) est rapporté naturellement au volume de la drague. Il n'a été fait en général qu'un dragage par point de prélèvement caractérisé par ses coordonnées et sa profondeur. Le triage se fait sur place par lavage du contenu de la drague sur des claies grillagées de dimension de maille connue pour éliminer les élé-

ments fins. Tous les tubes sont récoltés, même fragmentés. Les mailles de la surface tamisante sont suffisamment fines (2 mm) pour avoir fait apparaître visibles en abondance des tubes juvéniles minuscules (pl. photo B I). Cette rencontre des premiers temps de la construction du tube est donc rendue possible en baie de Seine par un artifice différent de celui employé à Helsingør (récolte de spécimens post-larvaires dans la partie superficielle des sédiments par un « detritus sledge » du modèle décrit par OCKELMANN). Cette différence de procédés rend les comparaisons difficiles, toutefois l'examen précis des tubes juvéniles récoltés en Baie de Seine indique comme peu probable que la surface tamisante ait laissé échapper des formes aussi jeunes que celles récoltées au Danemark.

b) TRAITEMENT GRANULOMÉTRIQUE DES ÉCHANTILLONS.

Comme pour les notes précédentes, l'examen granulométrique des sédiments ou des tubes désagregés a été effectué à l'aide d'un appareil de tamisage pourvu d'une série de tamis AFNOR à différence de mailles en progression logarithmique de raison 1,259 (1) après lavage à l'eau distillée et séchage au four des échantillons. L'emploi préalable de la lessive de potasse concentrée facilite la dissociation des tubes. Valable pour les sédiments comme pour les tubes ou les fractions de tubes, la décalcification à l'acide chlorhydrique dilué permet d'évaluer le pourcentage des éléments coquilliers. La fraction vaseuse des sédiments remontés par la drague est appréciée par séparation préalable des parties fines « au mouillé » sur toile à ouverture de maille 50 μ (cf. VOVELLE, 1971).

(1) Numéros des tamis AFNOR à ouverture de maille (en μ) en progression géométrique de raison 1,259 : 38/5 000, 37/4 000, 36/3 150, 35/2 500, 34/2 000, 33/ 1 600, 32/1 250, 31/1 000, 30/800, 29/650, 28/500, 27/400, 26/315, 25/250, 24/200, 23/160, 22/125, 21/100, 20/80, 19/63, 18/50

c) ANALYSE ET REPRÉSENTATION DES RÉSULTATS.

Caractérisation granulométrique globale des échantillons.

Nous avons retenu le mode de représentation par histogrammes associant en ordonnées les pourcentages pondéraux des fractions retenues sur chaque tamis, et en abscisses logarithmiques les ouvertures de mailles en μ . La transcription comparative en courbes « en nombre de grains » suivant les formules proposées par M. PRENANT a été utilisée occasionnellement pour faire mieux apparaître l'évolution du régime sélectif des grains.

Analyse dynamique des tubes.

Déjà exposée et exploitée en partie à propos des récoltes d'Helsingør, cette méthode consiste à soumettre à l'analyse granulométrique des classes de segments de tubes de diamètre défini. On peut la justifier en considérant que le diamètre de l'orifice supérieur du tube, rigoureusement ajusté à la partie antérieure du ver et obturé par ses soies en palée, a une croissance directement proportionnelle à la croissance linéaire de l'animal. Les tubes sont tronçonnés en segments de plus en plus larges à l'aide d'un calibre circulaire définissant des diamètres croissants de mm en mm depuis 1,5 mm jusqu'à 9,5 mm. Chaque classe de segments est désagrégée et granulométrisée séparément, et peut être décalcifiée pour apprécier la fraction coquillière à chaque niveau du tube (fig. 1).

Cette appréciation de la taille des grains en fonction du diamètre du tube n'est pas transposable aux tubes juvéniles, en raison de leur petitesse et de leur masse infime. Nous avons à leur intention amélioré le procédé utilisé pour les récoltes d'Helsingør et utilisé des agrandissements photographiques pour mesurer un par un les grains de chaque tube selon leur dimension moyenne et les décompter suivant leur taille par segment de tube de diamètre croissant, délimité sur chaque photo. Les classes définies sont

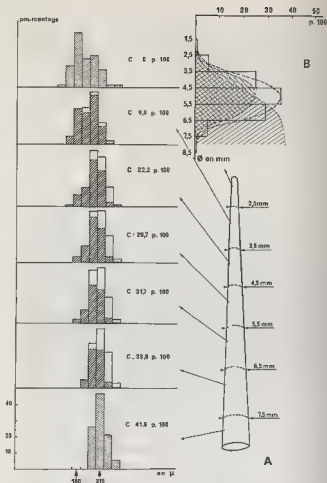


FIG. 1. — Exemple d'analyse granulométrique pondérale « par segment » d'une récolte (Le Home, 26 mars 1971).

A) En ordonnées : pourcentages pondéraux par tamis (en hachures : pourcentage après décalcification pour les classes suffisamment abondantes, C : pourcentage total de calcaire pour la classe); en abscisses logarithmiques : ouverture de maille en μ . B) Appréciation pondérale des classes de segments obtenues par calibrage et tronçonnement, et correspondant à la récolte totale. En ordonnées : diamètre du calibre en mm; en abscisses : pourcentage pondéral de chaque classe ramenée au poids total. En hachures : pourcentage après décalcification. En superposition courbe cumulative des mêmes valeurs pour dégager l'augmentation du pourcentage de grains calcaires avec la croissance (abscisses réduites de moitié)

évidemment plus nombreuses que pour le tube adulte (diamètre croissant de 0,1 en 0,1 mm) et chacune se trouve caractérisée par un histogramme en nombre de grains classés de 25 en 25 μ depuis 50 μ (dimension inférieure) jusqu'à 250 μ (fig. 2).

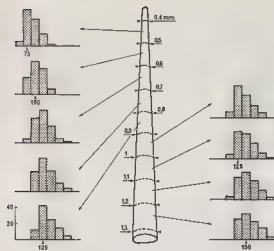


Fig. 2. — Exemple d'analyse par mesure et comptage de grains, segment par segment, pour une récolte de tubes juvéniles (F21, 8.6-1971). Segments de diamètre croissant, définis sur photo, de 0,1 en 0,1 mm. Pour les histogrammes correspondants, en abscisses: classes de grains de dimension moyenne appréciée de 25 en 25 μ , en ordonnées: pourcentage numérique de grains dans chaque classe.

Caractérisation des populations récoltées.

Il est apparu que le tronçonnement appliqué à une récolte entière et suffisamment abondante, fournissait un renseignement supplémentaire. L'inégale importance des classes de diamètre croissant permet d'établir un histogramme où l'on porte en abscisse le pourcentage pondéral que chacune représente par rapport à la masse globale, et en ordonnée le diamètre inférieur du segment correspondant. Ainsi, par exemple, il apparaîtra que telle récolte appréciée subjectivement comme de « petits tubes » marque un maximum pour les segments de diamètre compris entre 3,5 et 4,5 mm, telle autre de « gros tubes » a le sien entre 6,5 et 7,5 mm (fig. 1, B et 3, B).

Pour les tubes juvéniles échappant au calibrage et à la pesée, à partir des mesures sur photos, on peut établir un histogramme comportant en ordonnée le diamètre inférieur du segment correspondant à la classe considérée, et en abscisse le nombre de segments (ramené en pourcentage) qui lui correspondent (fig. 3, A). Les deux variantes ne sont pas équivalentes dans la mesure où l'on porte en ordonnée

soit le poids global des segments rassemblés dans une classe particulière, soit leur nombre. Les résultats seraient comparables si les tubes étaient cylindriques mais hélas l'augmentation de diamètre et d'épaisseur d'un segment au suivant intervient notablement dans la prise en considération du poids, et le deuxième type de représentation est donc plus satisfaisant pour rendre compte indirectement, par le mode de la courbe, de la taille des populations juvéniles ou adultes examinées. Aussi avons nous finalement pour les tubes adultes donné la préférence à une représentation par comptage du nombre de segments par classe de diamètre croissant (des classes plus serrées que dans la méthode par pesage, de 0,5 en 0,5 mm sont justifiées) définies là encore à partir d'agrandissements photographiques (fig. 3, B).

Comparés, les histogrammes en nombre de segments et les histogrammes pondéraux d'une même population diffèrent relativement peu (par un léger décalage du mode vers les diamètres supérieurs pour les histogrammes pondéraux et parfois l'apparition d'un deuxième maximum, discutable, dans ces mêmes diamètres) (fig. 3, B).

On peut douter de la nécessité d'une appréciation aussi indirecte et compliquée de la taille moyenne des populations. Assurément, il serait plus naturel de passer les échantillons récoltés au pied à coulisse, si comme FAUVEL (1903) et NILSSON (1924) l'ont souligné, la longueur du tube n'avait une valeur extrêmement discutable. « La longueur d'un tube, prise isolément, n'indique pas grand chose si on ne tient compte de son diamètre », en raison de la cassure à la fois régulière et aléatoire de l'extrémité fine du tube, et pour FAUVEL le diamètre à retenir est « le diamètre à la bouche ». En effet, même lorsqu'on est assuré de l'intégrité fonctionnelle du tube par la présence à son extrémité la plus fine du « bouchon de vase » (FAUVEL) on ne peut attribuer au diamètre postérieur aucune valeur significative, d'autant qu'il semble que la nature des sédiments, plus ou moins fins, intervienne dans la conservation prolongée de cette partie où le ver n'habite plus. NILSSON fait tellement cas de cette cassure qu'il est amené à considérer une valeur idéale, la « longueur

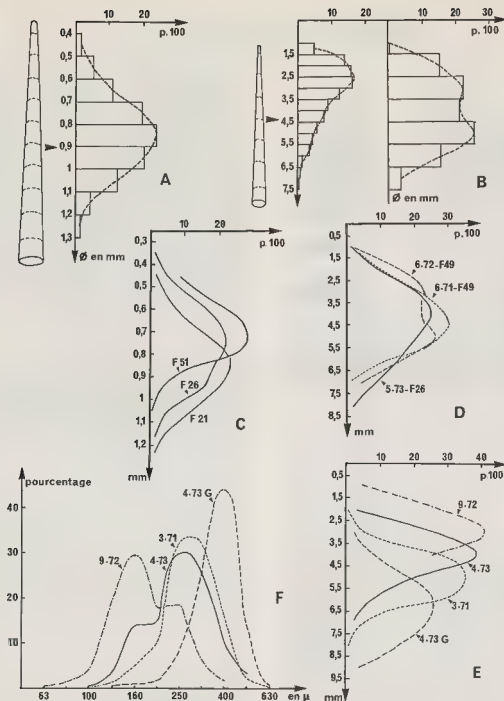


FIG. 3. — Caractérisation de la taille moyenne des récoltes par l'analyse segment par segment.

A) Pour les tubes juvéniles (récolte F 21, 8-6-1971). En abscisses : nombre de segments par classe ramenés en pourcentage; en ordonnées : diamètres en millimètres des classes de segments successifs (de 0,1 en 0,1 mm).

B) Pour les tubes « adultes » récolte F 49, 8-6-1971). A gauche appréciation par mesure et comptage de segments sur photos, à droite appréciation pondérale des classes de segments tronçonnés et calibrés. En abscisses : pourcentages numériques ou pondéraux; en ordonnées : diamètres en mm des classes de segments.

C) Caractérisation des trois récoltes de tubes juvéniles (8-6-1971).

D) Trois récoltes de tubes « adultes » par dragage en baie de Seme.

E) Quatre récoltes de tubes « adultes » à la grève du Home (pour la récolte d'avril 1973, « G » correspond aux tubes épaves)

F) Pour les mêmes récoltes du Home, évolution du maximum des histogrammes pondéraux granulométriques globaux en corrélation avec le diamètre moyen traduit par le mode des courbes E. En abscisses : diamètre des mailles en μ .

corrigée » de chaque tube, à laquelle il se réfère pour caractériser les populations de Kristineberg. Cette « longueur corrigée » est notablement différente de la longueur moyenne qu'on peut apprécier directement; si nous l'établissons par exemple pour telle récolte au Home (1971) où le diamètre inférieur minimum des tubes était de 1,8 mm, le diamètre supérieur maximum de 7,6 mm, la « longueur corrigée » serait de 7-8 cm alors que les plus grands tubes récoltés ne dépassent pas 5-6 cm.

La « longueur corrigée » est évidemment directement proportionnelle au « diamètre à la bouche » et finalement on pourrait se référer uniquement à cette dernière valeur pour établir les histogrammes de fréquence par rapport à la taille des récoltes effectuées. Malheureusement, et surtout pour les récoltes par dragage, la fragilité des tubes fait que leur cassure fréquente risque de fournir pour un échantillon initial deux valeurs de « diamètre supérieur », dont une inadmissible. Nous pensons donc que nos représentations par comptage de segments traduisent une meilleure réalité des populations récoltées que tout autre mesure plus directe. Elles conduisent à définir chacune d'elles non plus comme FAUVEL par une longueur approximative et un diamètre à la bouche, ou, comme NILSSON par la longueur moyenne, corrigée ou non, et les largeurs supérieure et inférieure moyenne, mais par les 3 valeurs caractéristiques de la courbe de Gauss obtenue par notre procédé : limite inférieure, supérieure, et surtout diamètre correspondant au mode. Ces trois valeurs sont d'autant plus éloignées qu'on a affaire à une population d'animaux plus grands et le pourcentage de segments correspondant au mode diminue parallèlement (fig. 3, E).

Courbes de croissance des grains en fonction du diamètre (fig. 4).

L'analyse granulométrique fractionnée, par lots de segments de taille croissante, fait correspondre à chaque classe un histogramme pondéral caractérisé par son maximum. Cette considération a déjà permis

pour les Pectinaires d'Helsingør d'établir une courbe de croissance des grains du tube en fonction du diamètre des tubes. A l'origine, cette courbe s'ajuste à la courbe équivalente (bien qu'obtenue par comptage de grains) concernant les tubes juvéniles. Sur le même principe, nous avons pu, à partir de deux récoltes abondantes de tubes juvéniles, et de trois récoltes suffisantes par dragage en baie de Seine, ainsi que par trois années de récolte à la grève au Home, établir une famille de courbes comparables à celle d'Helsingør (fig. 4, C). Dans le détail nous avons rendu leur tracé plus précis en portant en ordonnée dans un premier temps toutes les valeurs de l'histogramme correspondant à chaque segment supérieures à 20 % (fig. 4, A et B).

LIEUX ET PROCÉDES DE RECOLTE

On a résumé en un tableau (T. 1) les caractéristiques de chacune des récoltes effectuées, afin de faire apparaître des corrélations éventuelles entre la nature des sédiments et les populations de Pectinaires qui les habitent, compte tenu de leur nombre, de leurs dimensions et de leurs caractéristiques granulométriques. Les résultats en seront interprétés dans les paragraphes suivants.

En ce qui concerne l'aire de répartition suggérée par les récoltes les plus significatives, elle apparaît dans la carte jointe (fig. 5) et mérite plusieurs remarques.

Pour les récoltes à la grève.

Les récoltes échelonnées dans le temps en un même point (la grève du Home) ne doivent pas leur succès inégal à l'amplitude diverse des marées qui découvriraient des niveaux plus ou moins bas : il s'agit dans les trois cas retenus de marées de coefficient 110 (hauteur en m au Havre 0,6-0,7), correspondant aux basses mers de vives eaux. C'est

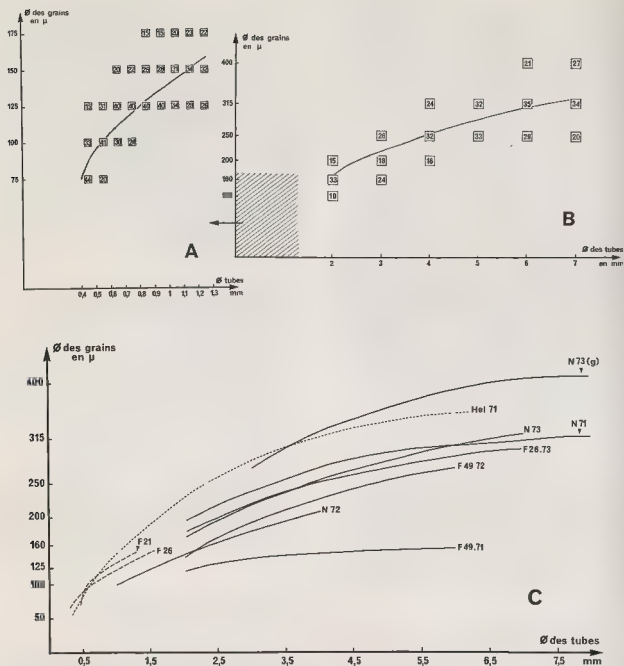


FIG. 4. — Courbe de croissance des grains en fonction du diamètre

A et B) Etablissement des courbes pour les tubes juvéniles (A) et adultes (B). Dans les carrés : pourcentage, numérique ou pondéral, des grains de diamètre donné correspondant à un segment de diamètre donné.

C) Famille de courbes correspondant aux récoltes à la grève (N) ou par dragage (F) (g : tubes épaves). En traits interrompus, les tubes juvéniles. En pointillés, pour comparaison, la courbe d'Helsingor.

TABLEAU I
Récoltes à la grève

Point et date de récolte	Marée (l)	Sédiment		Nombre d'animaux	Diamètre des tubes	Tubes	
		Maximum granulom. (μ)	% Ca			Maximum granulom. (μ)	% Ca
Hermanville 2 1958		100-125		(n)		250-315-400	
Le Home 10.1970				(n)	(petits)		
26. 3.1972	0,6	100-125	35	350	2,5-4,5-7,5	250-315	28
25. 9.1972	0,7			100	1-2-2,5-4	160-250	9,5
4. 4.1973	0,7	100-125					
en place				200	2,5-3,5-7,5	250-315	32
épaves				40	2,5-6-9,5	315-400	73,5

Dragages en baie de Seine

Point et date de récolte	Profondeur (en m)	Sédiment			Nombre d'échantillons		Diamètre des tubes	Tubes	
		Maximum granulom. (μ)	vase	% Ca	tubes	vers		Maximum granulom. (μ)	% Ca
F 21 8.6.1971					p. fragm. ≈ 500 jeunes		3-4-5,5 0,4-0,8-1,3	160-250-315 80-100-125	
9.6.1972	9	125-160	8,5	31	11	1	2-4-5,5		
F 26 8.6.1971	8				p. fragm. ≈ 2000 jeunes		0,3-0,7-1,2	160-200-250 80-100-125	
"ter 12.5.1973					170	80	1,5-3-8	250-315	9
F 28 9.6.1972	9	125-160	16	36	30	1	2-3-4		
F 29 8.6.1971					3				
F 31 8.6.1971					1	1			
F 48 8.6.1971					1	1			
F 49 8.6.1971					200	200	1,5-4-6,5	125-160	15,5
9.6.1972	19	125	30	35	80	2	1,5-2,5-7	160-120	10
F 51 8.6.1971	11				3				
					≈ 35 jeunes		0,4-0,7-1,1		
F 52 8.6.1971	14				15	11	2-4-5-5,5		
9.6.1971		200-250	5	56	6		3-4-5-7,5		
F 53 8.6.1971					2	2			
F 56 8.6.1971					75	30	1,5-4-6	250	
9.6.1972	10	125-160	2	38	3		5		
F 57 8.6.1971	13				18	5	1,5-4-6,5		
9.6.1972		125-160	3,5	36	24		2-5-7		
F 61 8.6.1971					13	13	2,5-5-7,5		



FIG. 5. — Carte des récoltes de Pectinaires en barre de Seine et à la grève (triangles : points de récolte d'Hermanville et du Home, grandes et petites étoiles : plus ou moins de 10 tubes; en blanc : récolte 1971, en noir, 1972; le cercle marque la présence de tubes juvéniles. La ligne interrompue marque la profondeur moyenne 5,5 m ($\approx$ 3 brasses)).

donc à la saison qu'il faut attribuer les inégalités de taille et de densité des populations collectées, qui sont dans tous les cas dans la situation que leur prête AMOUREUX, de marginales de l'étage « médio-littoral ». Les deux points de remontée privilégiés d'Hermanville et du Home sont ceux que reconnaît PEQUIGNAT pour les *Echinocardium* et comme pour ces derniers on note l'intervention accidentelle d'« épaves » bien reconnaissables susceptibles de réimplantation. Cet apport est trop aléatoire pour qu'on le mette en cause pour expliquer la frange indigène d'animaux, qui ont dû se développer sur place depuis la phase post-larvaire.

Cette frange supérieure est-elle en continuité avec des population plus prospères et plus profondes ? L'hypothèse est vraisemblable bien que le quadrillage des récoltes en dragage concerne plus précisément la zone plus orientale de la Baie de Seine, et se révèle insuffisant au nord des deux points de récolte à la grève.

Pour les récoltes par dragages.

Les points de récolte définissent une aire de répartition aux frontières incertaines à l'ouest, mais qui

ne dénonce pas à l'est les mêmes facteurs limitants (envasement, dessalure) que l'aire de répartition définie par PEQUIGNAT pour les *Echinocardium*. Dans le détail on reconnaît que seules quelques dragues fournissent un nombre d'animaux quantitativement significatif (F 26 ter- F 49- F 56). Les résultats positifs ne dépendent pas précisément de la profondeur qui peut être éventuellement supérieure ou légèrement inférieure à 10 m.

D'une année à l'autre, le même site à la même date peut fournir des résultats très différents (ex F 26, F 49). Si l'on impute cette incertitude à l'approximation de la localisation du prélèvement, on peut y voir un indice de l'extrême délimitation des territoires habités : ainsi en F 26, en 1973, deux coups de drague sans succès précèdent une importante récolte au même point, la dernière remontée apparaissant moins vaseuse que les voisines. On peut mettre aussi en cause dans ces récoltes aléatoires d'éventuels déplacements ou charriages des animaux, ou y voir la conséquence d'une durée de vie limitée (les sédiments les plus fins étant ensuite plus conservateurs des tubes vides). Nous reviendrons sur cette hypothèse qui confirmerait, compte tenu de la fréquence des récoltes, un âge maximum d'une année aux Pectinaires.

En ce qui concerne les tubes juvéniles, leur présence ou leur absence à la même date (8-9 juin) d'une année sur l'autre, doit être mise à l'actif d'une saison plus ou moins clémente. En 1972 à l'endroit et au jour même où l'on récoltait l'année précédente des tubes juvéniles assez avancés, une prise de plancton ne révèle même pas la présence des formes larvaires pélagiques. Sans doute les premiers stades de la croissance sont-ils très accélérés, on peut penser qu'au début les émissions de larves sont massives et leur rythme de croissance homogène, si l'on considère la faible dispersion des courbes de diamètre des tubes juvéniles. La plupart des données de la littérature font mention d'observations de *Lagis* construisant leur amorce de tube plus tardivement que nous n'avons pu le voir en baie de Seine. Mais il s'agit toujours de points de récolte nordiques : à Helsingør, pour Thorson, les larves sont récoltées

en juillet, les amorces de tube apparaissent début août, nous avons nous-mêmes pu en récolter le 15 juillet. A Port Erin, GRAVELY (1908) observe la métamorphose des larves planctoniques le 1^{er} août, exactement comme WATSON (1918). Enfin les observations de NILSSON à Kristineberg (1910) et Helgoland (1922), où la sécrétion du tube se manifeste fin juin, vont à l'encontre de toute généralisation hâtive qui ne tiendrait pas compte de variations annuelles de température.

LES SEDIMENTS D'ACCUEIL

1) DES « SABLES A PECTINAIRES » (fig. 6).

Nos résultats à propos des 8 sédiments (2 littoraux, 6 en dragage) examinés sont homogènes. Cinq d'entre eux marquent leur maximum granulométrique sur 125 μ , un sur 100 μ , un sur 160 et un sur 250, soit sept sur huit dans la « classe 7 (entre 80 et 160 μ) » signalée par AMOUREUX comme caractéristique de l'habitat du ver. Cet auteur envisage l'importance de la composante vaseuse dans des termes circonspects que nous serions tentés de reprendre à notre compte. Comme lui nous notons l'absence de vase pour les points de récolte à la grève « à la limite supérieure de l'habitat » du ver. Il refuse toute généralisation aux « niveaux jamais découverts », en tenant compte des observations de GLÉMAREC (« préférence de *Pectinaria koreni* pour les vases molles » dans la partie orientale du golfe du Morbihan) et de Bouchet (mêmes indications dans le chenal de Courbey, avec pourtant des indices d'hécatombes de jeunes individus par un envasement rapide). Dans nos récoltes, le sédiment le plus vaseux à l'extrémité du chenal (F 49) fournit la récolte par dragage la plus abondante de 1971 avec des tubes à grains très fins mais tous habités, alors que le même site ne révèle l'année suivante que des tubes vides et noircis. Les deux points voisins (F 21 et F 26) correspondent au territoire privilégié des tubes juvéniles.

Dans l'ensemble des récoltes, on retient à la fois l'extrême délimitation des gisements et le rôle ambigu du sédiment vaseux qui semble à même d'héberger durablement des tubes de bonne taille, mais peut-être ultérieurement néfaste à la survie des vers. Dans le secteur F 21-26-49 se trouvent sinon réunis, du moins juxtaposés des fonds dont les caractéristiques écologiques sont favorables à un moment ou à l'autre de la vie des Pectinaires. Rappelons que dans nos récoltes à Helsingør un lieu prospère d'implantation des larves se trouvait au voisinage d'un gisement, plus profond, de tubes presque tous vides, dans un sédiment cette fois un peu plus grossier que la « classe 7 » d'AMOUREUX, ce qui nous a amenés à supposer que les sédiments trop grossiers pouvaient contrarier la survie des vers au même titre que des sédiments trop fins. Nous n'avons pas d'exemple équivalent dans les récoltes normandes, mais peut-être faut-il mettre en cause la densité trop faible des dragages au large de l'embouchure de l'Orne, car les gros tubes « épaves » récoltés à la grève du Home en 1973 laissent supposer au large un sédiment coquillier assez riche en éléments de 400 μ et plus. Là comme nous le verrons on doit imaginer des rapports de l'animal avec son sable bien différents de ceux qui existent avec le sédiment vaseux, ou avec l'ensemble des sables de « la classe 7 » qui gardent leur signification moyenne.

2) Reflets du sable, les formations annexes du tube (fig. 6).

Si, comme WATSON et FAUVEL l'ont formulé, le tube est l'œuvre de la vie de l'animal, le sable environnant est sollicité pour d'autres usages moins durables. Là où l'on peut voir dans les grains du tube un choix actif, les formations annexes vont paraître refléter sans tri important les caractères granulométriques du sédiment qui les approvisionne. Il s'agit surtout des deux compléments de la partie effilée du tube : le « bouchon vaseux » et son prolongement le « tube annexe », suivant les termes de FAUVEL. On sait que quelle que soit la cassure

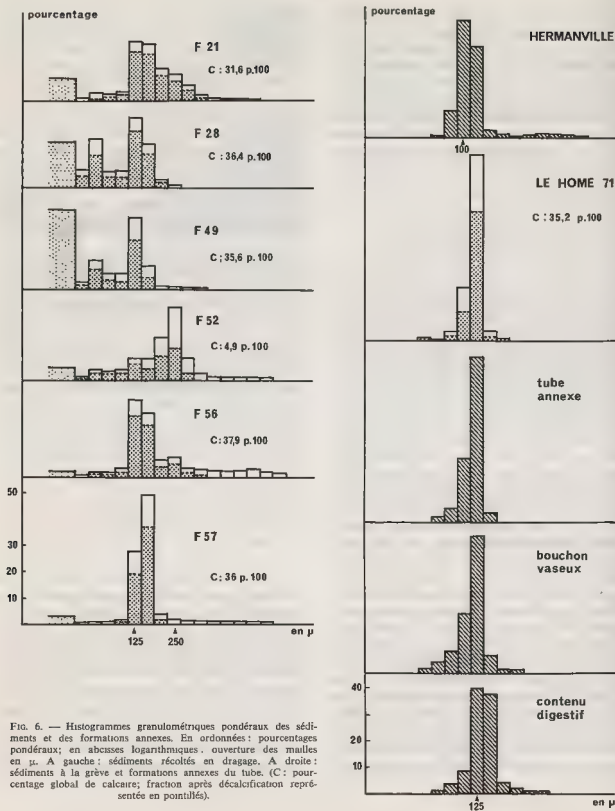


FIG. 6. — Histogrammes granulométriques pondéraux des sédiments et des formations annexes. En ordonnées : pourcentages pondéraux; en abscisses logarithmiques : ouverture des mailles en μ . A gauche : sédiments récoltés en dragage. A droite : sédiments à la grève et formations annexes du tube. (C : pourcentage global de calcaire; fraction après décalcification représentée en pointillés).

aléatoire de l'extrémité postérieure, l'opacité caractéristique due au « bouchon vaseux » en assure à la récolte l'intégrité fonctionnelle. Le petit « tube annexe » effilé et cylindrique (pl. photo B 2) qui le prolonge, est d'une observation moins courante par sa fragilité. Nous l'avons bien reconnu en avril 1973 et nous avons confirmé les mesures de FAUVEL sur plus de 130 échantillons (cylindre de diamètre moyen 1,5 à 2 mm, de longueur maximum 15 mm). Son apparition passagère, cette émergence oblique et progressive au dessus du niveau de la plage, est due pour le même auteur « plutôt à l'approche de la nuit qu'au retrait de la mer » et c'est précisément dans ces conditions, au moment même où l'eau remontait au coucher du soleil, que nous avons pu l'observer (pl. photo A). Notons que WILCKE (1952), qui a envisagé la signification physiologique de ce prolongement du tube (Schorstein) le représente sans rétrécissement dans la continuité du tube et lui prête des parois épaissies qui ne correspondent pas à la réalité de nos populations normandes.

La nécessité de nettoyer intérieurement à l'aide d'une fine pipette le « bouchon vaseux » avant l'étude granulométrique du tube a fourni à plusieurs reprises en quantité appréciable la matière qui le constitue. Elle a pu se trouver mélangée dans certains échantillons avec le contenu digestif d'animaux altérés, aussi l'avons nous comparée avec profit avec ce contenu digestif obtenu sans mélange, à partir de vers extraits de leur tube, en survie dans des cristallisoirs.

La figure 6 rapproche les caractéristiques granulométriques du tube annexe, du bouchon vaseux et du contenu digestif. On en retient surtout la quasi identité des histogrammes du tube annexe et du sable environnant, tout à fait cohérente avec l'observation de FAUVEL, d'une reconstitution très rapide de ce prolongement lorsqu'il est détruit. Assurément consolidés par des sécrétions émises par le ver, les grains du tube annexe n'ont subi aucun tri préalable, ils sont empruntés passivement au sédiment qui limite

l'orifice postérieur. On n'a et pour cause aucun indice de l'existence de cette formation fragile dans les spécimens récoltés en dragage et non soumis au rythme des marées.

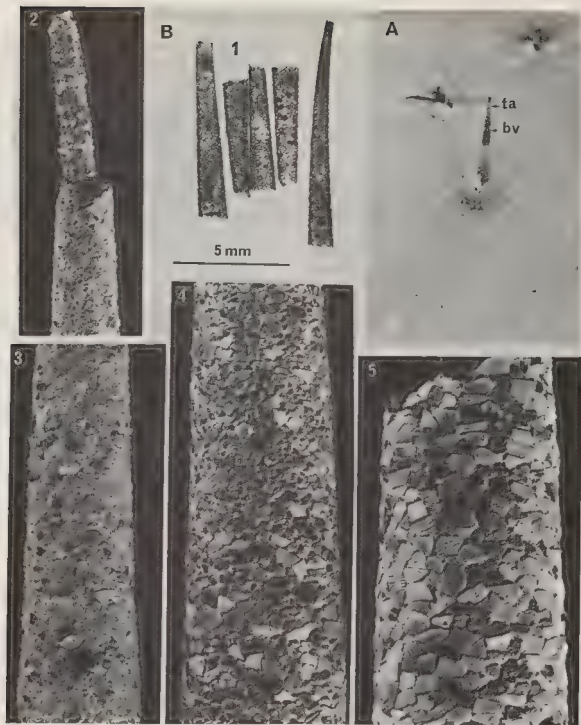
Le bouchon vaseux offre des caractéristiques dérivées de celles du sédiment : il garde son maximum (125 μ), mais atténué, et compensé par un renforcement des classes immédiatement inférieures (100, 80 et 63 μ), sans qu'on puisse pour autant parler de vase (le terme de Fauvel renvoie assurément à l'agglutination des grains fins par une sécrétion organique de consistance muqueuse).

Un phénomène inverse concerne le contenu digestif où l'on reconnaît un appauvrissement de la classe fine au profit de la classe plus grossière, de part et d'autre du maximum du sédiment. On se rappelle que les mêmes organes de collecte alimentent le carrefour buccal et l'organe constructeur sous-jacent, véritable instrument de calibrage. Peut-être faut-il voir là une explication de cette amorce de tri. En tout cas, il ne semble pas que le « bouchon vaseux » soit alimenté par la défécation, et sa matière exogène pourrait provenir du sédiment mobilisé à l'extérieur du ver par pompage, et appauvri en éléments grossiers par les organes antérieurs, sans transiter par le tube digestif.

RESULTATS DE L'ANALYSE GRANULOMETRIQUE DES TUBES

1) GÉNÉRALITÉ DE LA DISCORDANCE ENTRE LES CARACTÈRES DES SÉDIMENTS ET DES COLLECTIONS DE TUBES CORRESPONDANTES.

Si pour 6 sédiments sur 9 on reconnaît un maximum granulométrique pour les grains de 125 μ , pour 10 collections de tubes adultes sur 11 le maximum est plus grossier : il va de 160 à 400 μ , mais con-



PLANCHE

A) Extrusion de la partie effilée du tube à la fin de la marée du soir, à la grève du Horne (4-4-1973) (bv : bouchon vaseux; ta : tube annexe).

B) (à la même échelle) :

1) tubes juvéniles (F 21; 8-6-1971).

2) partie effilée d'un tube adulte, avec tube annexe en place.

3, 4 et 5) niveaux de diamètre croissant, avec participation accrue des plaquettes coquillières.

cerne surtout les grains de 250 ou 315 μ . L'évidence d'un choix sélectif des grains les plus gros, minoritaires dans le sable environnant, admise pour les exemples isolés étudiés précédemment, trouve donc des arguments favorables à une généralisation. Les deux récoltes de tubes juvéniles marquent cette discordance en sens inverse puisque leur maximum est de 100 à 125 μ avec une participation importante de grains de 80 μ : sont alors retenus les éléments les plus fins du sédiment. Il semble que les grains de 125 μ du sédiment trouvent leur utilisation électorale au seul niveau transitoire entre le diamètre supérieur des plus grands tubes juvéniles et les plus fins diamètres inférieurs de tubes adultes, c'est-à-dire aux alentours de 1,5 mm.

2) EVIDENCE DU CHOIX DE GRAINS DE TAILLE CROISSANTE POUR LA CONSTRUCTION DU TUBE, EN FONCTION DE LA CROISSANCE DE L'ANIMAL.

a) A partir des histogrammes granulométriques globaux (fig. 7).

Le premier argument en faveur de cette confirmation des travaux précédents se trouve déjà dans la distinction fournie par plusieurs analyses granulométriques globales, entre les tubes juvéniles (maximum 30-100-125 μ) et les tubes adultes (maximum 160-250-315-400 μ).

Dans le détail, à partir toujours des histogrammes globaux des tubes d'une récolte entière, dans des conditions remarquablement stables d'environnement à la grève du Home, on reconnaît le rapport direct entre le maximum du mode précédemment défini et le maximum granulométrique pour des récoltes de tubes petits ou grands (fig. 3, E et F).

b) A partir des tamisages par segment.

• *Approches préalables* (Tableau 2). Ce procédé dont nous avons exposé la pratique est beaucoup plus démonstratif que le tamisage de collections de

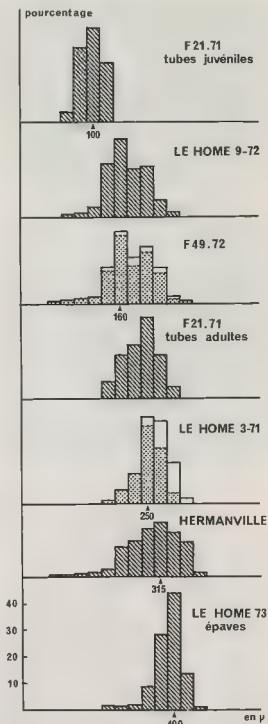


Fig. 7. — Histogrammes granulométriques pondéraux globaux de quelques récoltes de tubes (mêmes symboles que pour la fig. 6)

tubes entiers. Nous en avons l'assurance à partir d'une approche préalable réalisée sur la récolte d'octobre 1970 au Home. Pour une partie de la récolte, on a trié les plus gros tubes et les plus petits, pour comparer en somme deux lots artificiels : les histogrammes globaux obtenus diffèrent seulement par le pourcentage des maxima — (lots à diamètre supérieur 6-7 mm = 36 % pour les grains de 250 μ , 34 % pour ceux de 315 μ — lot à diamètre supérieur 4-5 mm = 43 % pour les grains de 250 μ , 20 % pour ceux de 315 μ).

Pour une autre partie de la récolte, les deux lots comparés rassemblent des morceaux de tubes, les uns de diamètre supérieur à 5 mm, les autres de diamètre inférieur à 4 mm, et indiquent dans le premier cas un maximum de 35 % sur 315 μ , dans le deuxième de 30 % sur 160 μ . En triant séparément dans le premier lot les morceaux de gros tubes où apparaissent des fragments coquilliers et ceux constitués de grains de sable on fait apparaître encore une nouvelle divergence (maximum 47 % pour 400 μ avec le premier lot, 40 % pour 250 μ avec le deuxième lot). L'ensemble de ces résultats justifie le recours aux analyses granulométriques « par segments », les dernières données posent spécifiquement le problème de l'utilisation des fragments coquilliers.

● *Analyse systématique* (Tableau 3). On a examiné segment par segment :

— par mesure et comptage des grains : les populations juvéniles F 21, F 26 (1971);

— par tamisage : les récoltes par dragages F 49 (1971); F 49 (1972); F 26 (1973); les récoltes à la grève du Home, 26-3-1971, 25-9-1972, 4-4-1973 (en place ou épaves).

Les résultats obtenus pour les deux récoltes de tubes juvéniles sont comparables point par point et très voisins de ceux déjà présentés pour la population danoise. Les quelques segments assez fins pour approcher le diamètre origine (0,35 mm) du tube construit (tel qu'il a été mesuré à Helsingør) indiquent le besoin initial du ver en grains de 50 μ , puis très rapidement (entre 0,4 et 0,5 mm) de 75 à 100 μ . Entre le diamètre de 0,7 et de 1,1 mm, les grains de 125 μ sont utilisés en majorité (en conformité avec les résultats de l'analyse granulométrique globale des échantillons) puis les grains de 150 μ entre les diamètres de 1,1 et 1,3 mm. Le raccord avec la classe inférieure examinée par la granulométrie : celle des segments de diamètre plus fin que 1,5 mm ou 2,5 mm, se fait sans discontinuité.

Pour les tubes « adultes », les résultats sont à peu près comparables à tous les niveaux, à deux

TABLEAU 2
Résultats granulométriques pondéraux de l'analyse par segment

Diamètre tube Maximum granulom. en μ	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5
F 49-72		160	160	250	250	250				
F 26-73		160	250	250	250	250-315				
N 3-71		160	250	250	250-315	315	315	315		
N 9-72	125	125	160	250						
N 4-73		160	250	250	250-315	315	315			
F 49-71		125	125	125	125	125				
Epaves N 4-73		250-315	315	400	400	400	400	400	400	

TABLEAU 3
Deux approches préalables de l'analyse
granulométrique par segment

pourcentage pondéral	taille des grains en μ	160	200	250	315	400
	4-5 mm			43	20	
	6-7 mm			36	34	
	4 mm	30	23	27		
	5 mm	(arénacé) (coquillier)	global 40 8	26 37 32	35 47	7 26

exceptions près : la récolte F 49 de 1971 et les tubes « épaves » du Home (1973), sur lesquelles nous reviendrons. Si les segments de diamètre inférieur à 1,5 mm marquent encore un maximum granulométrique sur 125 μ , la classe inférieure à 2,5 mm est caractérisée par des grains de 160 μ , la transition entre 160 et 250 μ se fait au niveau de 3,5 mm et la transition entre 250 et 315 μ au niveau de 5,5 mm de diamètre. Tous les histogrammes pondéraux élémentaires correspondant aux diamètres inférieurs marquent avec constance un seuil dépressif pour les grains de 200 μ , qu'on retrouve avec la même amplitude dans les courbes calculées « en nombre de grains » d'après la formule de M. PRENANT. S'agit-il d'un artefact dépendant du calibrage des mailles de l'appareil à tamiser ? L'hypothèse est plausible puisque la même dépression apparaît discrètement dans les histogrammes réguliers de quelques sédiments, et il serait aventureux d'y reconnaître l'indice d'un changement de régime sélectif de l'animal.

Le problème de la récolte F 49 de 1971 est celui de tubes que leur apparence à l'œil nu indique déjà comme constitués de grains très fins. Au tamisage, il apparaît que les maxima entre les diamètres 2,5 et 6,5 mm concernent de façon stable des grains de 125 μ (déjà reconnus dans le maximum de l'histogramme global). C'est seulement dans le détail des

pourcentages qu'une légère évolution apparaît (pour les segments de diamètre inférieur à 2,5 mm, 61 % de grains de 125 μ , 15 % de grains de 160 μ , contre 35 % et 29 % pour les mêmes classes des segments supérieurs à 5,5 mm). A titre de vérification à la fois des caractères d'un échantillon aussi erratique, et de la valeur de la méthode granulométrique, on a transposé pour le cas précis les méthodes de mesure et comptage grain par grain utilisées pour les tubes juvéniles : les résultats concordent exactement avec ceux de l'approche granulométrique classique et confirment l'utilisation de grains de 100 à 200 μ . D'un niveau à l'autre des tubes examinés, on note une faible évolution : aux grains de 100-150 μ des segments de 2 à 3 mm de diamètre répondent les grains de 150-175 μ de ceux de 6 mm de diamètre. Certains tubes échappent, parfois à des niveaux localisés, à cette stabilité ; on y remarque des grains plus gros, en général des fragments de coquilles ou des milloles. Les évaluations par mesure et comptage dégagent alors un deuxième maximum annexe, par exemple de 275 à 300 μ pour des diamètres de tube de 3,5 à 4,5 mm, très comparable aux valeurs présentées par les autres récoltes pour les mêmes segments. On note que la récolte de tubes effectuée au même endroit l'année suivante fournit des données plus conformes à la généralité des cas, mais aussi qu'elle rassemble surtout des animaux petits, dont nous aurons à supposer qu'ils ont juste un an et qu'ils ne pouvaient être concernés dans la récolte 1971. Surtout, le sédiment 49 est le plus riche en vase de ceux où nous ayons trouvé la Pectinaire et l'apparente rencontre des maximum granulométrique des tubes et du sédiment (125 μ) ne doit pas faire oublier chez ce dernier une fraction vaseuse de 30 %.

Le problème posé par la récolte des tubes « épaves » de la haute plage du Home en avril 1973 fournit l'antithèse du cas précédent. Ces gros tubes (jusqu'à 9,5 mm de diamètre supérieur) souvent encore habités, et moins chanceux que leurs compagnons qui se sont pour une part réimplantés au niveau, plus bas, de la population indigène, ont sans doute été déportés à la suite d'un coup de vent survenu 48 h

auparavant (1). La nature coquillière de leur construction apparaît au premier examen et trouve sa confirmation dans le pourcentage d'éléments calcaires (73,5 %) qu'on y détecte. L'examen granulométrique segment par segment marque le passage des grains de 250 à 315 μ au niveau du diamètre 3,5 mm puis la stabilisation dans l'emploi des grains de 400 μ dès le diamètre de 4,5 mm. Le pourcentage des éléments coquilliers croît régulièrement de 41 % pour les diamètres inférieurs à 3,5 mm à 92 % pour les diamètres supérieurs à 7,5 mm. Plus que l'outrepassement de la taille des grains par rapport à la moyenne, en rapport évident avec l'utilisation des fragments coquilliers, nous notons comme significative dans cet exemple sa stabilisation à la valeur 400 μ . L'utilisation facultative des fragments coquilliers, et ses conséquences, méritent un examen particulier.

3) L'UTILISATION DES FRAGMENTS COQUILLIERS.

Si LAPON (1959) a insisté sur cette utilisation privilégiée des fragments coquilliers par les Pectinaires, c'est sans doute que les tubes qu'il a récoltés à Hermanville n'étaient pas très différents de ceux de nos « épaves ». Il y reconnaît 76,4 % de calcaire, contre 73,5 pour ces dernières et trouve une interprétation dans la nécessité pour les éléments récoltés, de présenter une face plane agencée vers l'intérieur du tube : « comme les gros grains à face plane sont le plus souvent des débris coquilliers »... leur fréquence s'explique naturellement. Antérieurement, dans la richesse de ses récoltes et de ses observations, Fauvel avait su reconnaître une situation plus ambiguë. Pour lui la tendance générale est que les toutes jeunes Pectinaires utilisent de préférence les grains de quartz, et ce n'est que plus tard qu'elles emploient les fragments de coquille « plus grands, plus plats, plus légers ». A Tatihou

même, il situe le passage d'un matériel à l'autre « quand la longueur du tube dépasse 40 mill. ». Pourtant il existe de nombreuses variations individuelles : tel petit tube récolté à Tatihou « formé presque uniquement de débris de coquilles de moule », tels grands tubes provenant du Home « presque uniquement formés de grains siliceux ».

Nos observations personnelles rejoignent celles de Fauvel en insistant sur l'évidence d'une alternative d'emploi de deux matériaux différents (pl. photo B 4-5). Le passage aux éléments coquilliers n'est pas impératif, on s'en assure en se référant à la récolte F 49 (1971) ou même aux tubes d'Helsingør, calcaires à moins de 1 %. Toutefois la fréquence des tubes siliceux dans leur partie inférieure, coquilliers dans leur partie évasée, avec parfois des retours au régime antérieur, formant des bandes successives, marque bien la réalité de l'alternative. La pression d'utilisation des éléments coquilliers s'accroît à mesure que le tube s'évase. Au Home par exemple, les petits tubes (diamètre caractéristique 2-2,5 mm) de septembre 1972 sont calcaires à 9,5 %, les tubes moyens des récoltes du printemps, (diamètre caractéristique 3,5 ou 4,5 mm) sont calcaires à 30 % (fig. 1). L'analyse granulométrique segment par segment de la récolte du 26-3-1971 avec ou sans décalcification fournit les étapes de cette utilisation croissante : les segments de 2,5 à 3,5 mm de diamètre comportent 10 % de calcaire, les segments de 6,5 à 7,5 mm en comportent 39 %. Les histogrammes élémentaires indiquent que les éléments coquilliers les plus fins utilisés sont de 250 μ (fig. I, B). Naturellement cette tendance progressive à l'utilisation des fragments de coquilles n'est appréciée ici qu'au niveau de la population; rappelons que dans l'examen de la récolte du Home en 1970, en triant les morceaux de tube de diamètre supérieur à 5 mm pour constituer un lot coquillier et un lot arénacé, on a reconnu que le premier marque son maximum granulométrique sur 400 μ , contre 250 μ au second. Ainsi l'emploi des fragments coquilliers d'une certaine taille minimale (250 μ), notable à partir d'un certain diamètre du tube (4-5 mm) apparaît comme un facteur facultatif mais important pour accuser la

(1) A l'instar de telle récolte d'*Echinocardium* rejetés à la grève de Blonville et récoltés par Pequignat, « le désastre (ayant) dû résulter de l'action d'une lame de fond sur une population du large remarquablement homogène ».

croissance des grains du tube par rapport à la croissance de l'animal, et notamment pour faire passer le maximum granulométrique global des collections de moyens ou de gros tubes de 250 à 315 et 400 μ . Nous avons vu à propos des tubes « épaves » que cette valeur de 400 μ est elle-même un plafond et que les plus larges diamètres de tubes comportent assez peu d'éléments plus gros.

Cet ensemble de résultats conduit à discuter l'importance de la « face plane » proposé par LAFON. Il semble que ce soit plutôt la régularité d'épaisseur de la muraille du tube qui soit impérative pour le ver, et lui permette à partir d'une certaine taille de choisir soit des grains de quartz sphériques de diamètre 250, 315 μ , soit des plaquettes de fragments coquilliers d'épaisseur (= petite dimension) 250 μ mais de moyenne dimension (indiquée par le tamis) 400 μ .

4) LES COURBES DE CROISSANCE DE LA TAILLE DES GRAINS DU TUBE (fig. 4, C).

La courbe de croissance, établie à partir des récoltes d'Helsingør, de la taille des grains du tube en fonction de la croissance du « diamètre à la bouche » de l'animal, reposait sur une seule récolte de tubes post-larvaires et de tubes « adultes ». A partir des 2 récoltes significatives de tubes juvéniles et des 7 récoltes significatives de tubes « adultes » de Normandie, c'est une famille de courbes qu'on peut proposer, dont la superposition permet une généralisation, plus nuancée que le premier sondage. Le point origine, la taille des plus petits grains utilisés lorsque le ver commence à construire son tube, au diamètre 0,35 mm du tube organique, est le même qu'à Helsingør et concerne les grains de 50 μ . On retrouve de la même façon l'utilisation de grains trois fois plus gros (150-160 μ) lorsque le diamètre passe à 1,5 mm. Puis la courbe s'infléchit et pour des tubes de plus de 7,5 mm de diamètre les grains utilisés ont simplement doublé leur taille (315 μ) qui semble stabilisée. La majorité des courbes concer-

nant les tubes adultes définit donc une valeur moyenne légèrement inférieure à la courbe concernant les populations danoises. La conclusion proposée pour ces dernières semble pourtant toujours valable et l'inflexion des courbes obtenues traduit vraisemblablement aussi bien la réalité du processus sélectif que l'évidence d'une allométrie minorante de la croissance des dispositifs de calibrage par rapport à la taille du ver. Deux courbes de croissance concernant des « tubes adultes » échappent de façon significative au faisceau serré des sept autres. La courbe des tubes « épaves » coquilliers s'affirme rapidement asymptotique à la valeur 400 μ plutôt que 315 μ . Elle dénonce que dans l'alternative d'usage d'éléments sphériques (grains quartzeux) ou plats (fragments coquilliers) c'est la plus petite dimension qui doit être calibrée impérativement lorsqu'il s'agit de matériaux en plaquettes. La richesse ou la pauvreté du sédiment d'accueil en fragments coquilliers non triés rend compte de la réalité de tel ou tel type de construction, sans représenter un facteur limitant, puisque l'animal peut « régresser » à la construction siliceuse sans dommage. Ce cas observé sous entend un déplacement individuel du ver, plus vraisemblable qu'un point critique de la croissance rendant l'utilisation des éléments plats impérative, et sous entendant d'importantes migrations ou hécatombes collectives. Pour interpréter l'autre cas extrême, F 49 (1971), l'intervention du sédiment d'accueil devient une nécessité explicative sans nuance. De ce sable, le plus vaseux où nous ayons rencontré une implantation prospère, les Pectinaires prennent finalement les éléments les plus grossiers, même si leur taille (125-160 μ) les situe à la limite inférieure des grains acceptés par le système de calibrage.

En somme, la famille de courbes établie suggère un comportement moyen, correspondant à la généralité des courbes asymptotiques à la valeur 315 μ , et les limites supérieure et inférieure (asymptotiques aux valeurs 400 μ et 160 μ) de sa latitude d'accommodation. Il n'en résulte pas que la « caractéristique granulométrique spécifique » que nous avons proposée dans les notes précédentes soit remise en cause, elle garde sa valeur statistique, tout en accordant au

processus de calibrage qui l'explique une plasticité plus grande que prévu.

5) LES DÉPLACEMENTS ET LA LONGÉVITÉ DES PECTINAIRES.

Déplacements. Ces déplacements hypothétiques nous retiennent dans la mesure où ils sous-entendent la possibilité d'un ajustement ou d'un réajustement du tubicole à son sédiment. Le premier déplacement à envisager est la migration passive des stades larvaires planctoniques, avec l'éventuel blocage de la métamorphose évoqué par THORSON dans l'attente d'un fond approprié. La seule observation précise que nous puissions avancer tient dans le groupement localisé des trois points de récolte de tubes juvéniles (F 21-26-51). Il serait aventureux de mettre la zone délimitée en rapport avec le régime des courants locaux dans la baie de Seine, encore que les études de GERMANEAU (1971) sur la sédimentation dans l'estuaire la fassent correspondre avec un point de rebroussement privilégié. Sa profondeur est à peu près identique à celle de la récolte danoise (10 m), et nous avons déjà noté qu'il s'agit d'un sédiment assez vaseux. Rien ne permet de dire actuellement que les tubes juvéniles pourraient migrer activement à partir de ce point d'implantation confirmé, vers des sites où l'on ne trouve que des tubes plus avancés. Par contre la réalité de déplacements passifs des gros tubes du large à la suite de « coups de vent » ou de « lames de fond » est assurée par les récoltes « d'épaves » déjà signalées par AMOUREUX, et qui s'accompagnent certainement d'une très forte mortalité. Mais il existe aussi des petits déplacements, dénoncés par le passage au régime coquillier, avec ou sans retour, d'une partie des tubes récoltés à la plage du Home par exemple. Le terrier décrit par WATSON, FAUVEL et WILCKE pour la Pectinaire adulte n'est pas un point fixe définitif et cette évidence laisse plausibles toutes les possibilités de migration localisée.

Longévité. Les observations présentées ne permettent pas de généraliser formellement aux populations

normandes les conclusions de NILSSON sur le caractère annuel des Pectinaires du Gullmarfjord. En effet, nos récoltes par dragage ont toutes été réalisées en mai-juin, et les récoltes à la grève, à divers moments de l'année, sont d'une signification discutable : il s'agit évidemment d'implantations marginales, plus vulnérables que les sites profonds aux conditions atmosphériques, susceptibles par surcroît d'être repeuplées de façon aléatoire par des « épaves ». En outre, il serait aventureux de supposer un rapport direct rigoureux entre l'âge de l'animal et la longueur du tube (ou sa valeur proportionnelle le « diamètre à la bouche »). Les inégalités de croissance d'un individu à l'autre, ou en valeur moyenne d'un gisement à l'autre, sont de plus en plus apparentes avec l'âge et il reste à saisir dans quelle mesure, parmi les facteurs écologiques qui les justifient, les difficultés de construction du tube dans des situations marginales (sables vaseux ou grossiers) peuvent les influencer).

Malgré tout, on peut proposer une séquence moyenne de la croissance des *Lagis* normandes. Si l'on admet des pontes massives fin mai-début juin (en accord avec les récoltes de tubes post-larvaires de 1972) les tubes assez petits collectés à la grève en septembre-octobre 1970-72 (diamètres caractéristiques : 1- 2-2,5 -4) correspondraient à la croissance rapide de la belle saison, ceux de mars-avril 1971-73 (diamètres caractéristiques : 2,5- 3,5-4,5 -7,5) auraient presque un an. On remarque que les récoltes de juin par dragage ne dépassent guère ces valeurs caractéristiques. Les seules performances notablement meilleures (2,5- 6 -9,5) sont à l'actif des tubes « épaves » d'avril 73 à la grève du Home. A ceux là on serait tentés d'attribuer près de deux ans, en remarquant que le diamètre supérieur maximal (9,5) dépasse même la valeur indiquée par FAUVEL (9 mm, WILCKE indique pour sa part 7-8 mm). On peut donc supposer que dans certains gisements où les conditions optimales sont réunies, les Pectinaires normandes vivent plus longtemps que celles du Gullmarfjord. En ce qui concerne les localisations marginales, notamment à la grève, cette hypothèse est beaucoup moins plausible.

CONCLUSIONS

L'ensemble des résultats exposés est cohérent avec les données de la littérature sur la topographie et la chronologie des récoltes de Pectinaires en Normandie. On confirme la situation de transfuges de l'étage « médio-littoral » des populations récoltées à la grève, tandis que les récoltes en dragage indiquent une localisation préférentielle aux alentours de 10 m de profondeur.

Les sables d'accueil marquent un maximum granulométrique entre 100 et 250 μ (le plus souvent de 125 μ), en conformité avec les observations d'Amoureux. La présence de vase n'apparaît pas une entrave impérative au développement de l'animal et semble même favoriser directement ou indirectement l'implantation des larves. La dessalure des zones d'estuaire (Seine ou Orne) n'est pas non plus un facteur limitant. On retient la possibilité de développement dans des fonds coquilliers plus grossiers qui doit correspondre à un changement de régime constructeur facultatif de l'animal déjà âgé, sans dépasser pourtant une valeur plafond de la taille des grains (dimension moyenne 400 μ). Même si la zone d'implantation des larves est bien plus restreinte que l'aire de répartition des adultes, on n'a pas d'indices matériels de déplacements actifs des jeunes pour peupler des fonds plus ou moins éloignés et diversifiés. Si les populations marginales qui découvrent à la grève semblent avoir une durée de vie qui n'excède guère l'année que prête NILSSON aux Pectinaires du Gullmarfjord, la longévité est sans doute plus grande pour les formes profondes et peut atteindre deux ans. Les transports passifs, « catastrophiques » de populations entières, et notamment leur échouage à la grève, s'ils sont fréquents, ne rendent pas compte pour autant du peuplement des hauts niveaux

L'examen granulométrique du problème des rapports de l'animal avec son sédiment repose grâce à ces récoltes en Normandie, sur un ensemble d'analyses individuelles qui permettent de nuancer les approches antérieures, sans en contredire les conclusions d'ensemble.

Pour un tube dont le diamètre à la bouche passe de 0,35 mm à 9,5 mm, la taille des grains passe de 50 μ à 315 μ . Mais la courbe de croissance moyenne n'est pas linéaire : rapide à l'origine, elle s'infléchit à partir du diamètre à la bouche 1,5 mm pour devenir asymptotique à la valeur maximale. La famille de courbes obtenue définit un parcours moyen qui n'est pas très éloigné de la courbe proposée pour la population d'Helsingør. Des cas extrêmes correspondent au développement en milieu vaseux (taille supérieure limite des grains 125-160 μ) ou en milieu coquillier (taille supérieure limite des grains 400 μ). Dans ce dernier cas l'alternative de construction avec des grains siliceux sphériques ou avec des fragments de coquilles plates indique que le calibrage actif des éléments récoltés détermine en priorité une épaisseur régulière de la paroi du tube.

En somme, récoltée de préférence dans les sédiments assez fins mais non incompatible avec des sédiments vaseux ou coquilliers où elle trouve son compte à deux moments différents de son développement, la Pectinaire choisit pendant la plus grande partie de sa vie pour construire son tube des grains plus grossiers que du sable qui l'entoure.

La latitude d'accommodation de part et d'autre de cette valeur moyenne de la taille maximum des grains utilisés (350 μ), exactement intermédiaire entre les valeurs limites inférieure et supérieure (125-160 et 400 μ), laisse supposer une certaine plasticité de l'organe constructeur qui n'exclut pas la réalité du choix sélectif. De même on peut toujours admettre une allométrie minorante dans la croissance de cet appareil de calibrage, pour rendre compte du fait que la taille des grains utilisés est multipliée par huit lorsque le diamètre supérieur du corps de l'animal est multiplié par trente.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUREUX (L.), 1966. — Etude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Arch. Zool. exp. gén.*, **107**, 1-218.
- FAUVEL (P.), 1903. — Le tube des Pectinaires. *Mem. Pontif. Ac. nuov. Lin.*, **21**, 28 p.
- GERMANEAU (J.), 1971. — Etude de la sédimentation dans l'estuaire de la Seine. *Trav. Centre Recherches Etudes oceanogr.*, **9**, 8-54.
- GRAVELY (F.H.), 1909. — Polychaet larvae. *L.M.B.C.*, *Memoirs*, **19**, London.
- NILSSON (D.), 1925. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensdauer einiger Polychaeten, nebst Bemerkungen über den Röhrenbau der Amphicteniden. *Ark. för Zoologi*, **17**, A (11), 1-34.
- PEQUIGNAT (C.E.), 1970. — Biologie des *Echinocardium cordatum* (Pennant) de la baie de Seine. *Forma et functio*, **2**, 121-168.
- THORSON, 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the sound (Øresund), *Medd. Komm. Dan. Fisk. Havund.*, Ser. plankton, Bd. IV.
- VOVELLE (J.), 1965. — Le tube de *Sabellaria alveolata* (L.) Annélide Polychète *Hermellidae* et son ciment Etude écologique, expérimentale, histologique et histochimique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **106** (1), p. 1-187.
- VOVELLE (J.), 1963. — Données granulométriques sur le tube de quelques Annélides Polychètes de la plage de Saint-Efflam. *Cah. Biol. Mar.*, **4**, p. 315-319.
- VOVELLE (J.), 1971. — Sélection des grains du tube chez les *Amphictenidae* (Polychètes sédentaires). *Cah. Biol. Mar.*, **12**, p. 365-380.
- VOVELLE (J.), 1974. — Evolution de la taille des grains du tube arénacé en fonction de la croissance chez *Pectinaria (Lagis) koreni* Malmgren. *Ophelia*, **10** (2), p. 169-184.
- WATSON (A. T.), 1928. — Observations on the habits and life-history of *Pectinaria (Lagis) koreni* Mgr. *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **42**, p. 25-60.
- WILCKE (D. E.), 1952. — Beobachtungen über den Bau und die Funktion des Röhren — und Kammersystems der *Pectinaria koreni* Malmgren. *Helgol. Wissensch. Meeresunters.*, **4** (2), p. 130-134.

APPLICATION DE L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES A L'ÉTUDE DES VARIATIONS ANNUELLES DANS LES POPULATIONS DE MICROARTHROPODES

par Jean-François PONGE

Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris,
4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

RÉSUMÉ

L'analyse factorielle a été utilisée pour étudier l'évolution des biocénoses des Collembolés et des Acariens au cours d'une année. Les Symphypléones (Collembolés) et les Gamasides (Acariens) montrent des remplace-

ments d'espèces, une population printano-estivale succédant à une population automno-hivernale. La distribution verticale a été également étudiée.

SUMMARY

Factorial analysis was utilized in order to study evolution of the Gollembolan and Acarian biocenosis along one year. Symphypleons (Collembolas) and Gamasids (Acarians) show substitutions of species, a

first population during Autumn and Winter and a second one during Spring and Summer. Vertical distribution was also studied.

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de la R.C.P. 40. Elle porte sur cinq groupes d'animaux : les Acariens Gamasides (déterminés par M^{me} ATHLAS-HENRIOT), les Collembolés Isotomides (déterminés par M^{me} POINSOT), Poduromorphes (déterminés par MASSOUD et THIBAUD), Symphypléones (déterminés par BETSCH). Le protocole d'échantillonnage a été établi par VANNIER et CANCELA DA FONSECA (1966).

I. PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE

Les caractéristiques techniques des méthodes d'échantillonnage et d'extraction utilisées ainsi que

l'étude pédologique, floristique et climatique des stations étudiées figurent dans des publications précédentes (BAUZON, 1967; VANNIER, 1970; BACHELIER et COMBEAU, 1971). Deux stations ont été étudiées. L'une, située dans le parc du laboratoire (station C), est un groupement quelque peu artificiel mais assimilable aux chênaies-charmaies, sur un sol brun calcaire dont le pH des horizons supérieurs (0-10 cm) est de 7,4 (VANNIER, 1970). La strate herbacée est constituée par un tapis de lierre (*Hedera helix*) persistant toute l'année, surmonté par un tapis de mercuriales (*Mercurialis perennis*) approximativement de mars-avril à octobre. Les échantillons ont été prélevés à 4 niveaux différents : dans la strate herbacée, à la

surface du sol ($-1 + 1$ cm : remarquons, à ce propos, que la litière est pratiquement inexistante, la décomposition des feuilles tombées étant extrêmement rapide), aux niveaux 0 — 5 cm et — 10 — 15 cm. Six séries de prélèvements (chacune se subdivisant en 4 niveaux) ont été réalisées une fois par mois, de septembre 1964 à septembre 1965, 3 pendant la nuit (0 h), 3 pendant le jour (12 h), ceci afin de mettre en évidence d'éventuelles variations journalières.

L'autre station est située en forêt de Sénart, non loin du laboratoire, dans une chênaie sessiliflore sur un sol lessivé podzolique dont le pH des horizons supérieurs est de 3,7 (VANNIER, 1970). Les échantillons ont été prélevés dans la litière (ici très abondante et persistant plusieurs années) et dans deux niveaux sous-jacents (0 — 5 cm et — 5 — 10 cm), soit 3 niveaux. La fréquence des prélèvements a été la même que pour la station précédente : 6 séries de prélèvements un jour par mois, de mars 1966 à mai 1967.

II. MÉTHODE STATISTIQUE UTILISÉE :

L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

L'analyse factorielle des correspondances (CORDIER, 1965) est maintenant largement utilisée en écologie. Elle permet, comme les autres méthodes d'analyse factorielle, de traiter des tableaux à double entrée croisant deux ensembles (ici on croise un ensemble d'espèces animales et un ensemble d'échantillons). L'analyse des correspondances a été spécialement étudiée pour le traitement des données de numérotation car la mesure de distance utilisée (entre prélèvements ou entre espèces) est basée sur les probabilités de présence. On compare, non pas les densités de population des différentes espèces, mais les profils de ces espèces à travers l'ensemble des échantillons.

Le but des analyses factorielles est d'obtenir un modèle géométrique le plus représentatif possible des données dans un espace ayant le moins grand nombre de dimensions possible. Pour cela, on part d'une

représentation géométrique des données initiales (les n espèces représentées par rapport aux p prélèvements : chaque prélèvement constituant un axe, on obtient un nuage de n points-espèces dans un espace à p dimensions; de même on peut construire un nuage de p points-prélèvements dans un espace à n dimensions). La connaissance de ce nuage de points peut nous être donnée par les seules distances entre les points pris deux à deux (de même que l'on peut connaître un objet réel uniquement à l'aide de ses dimensions, sans avoir besoin des coordonnées de chacun de ses points). C'est la mesure de cette distance (qui permet de pondérer les espèces, en donnant un poids plus grand par exemple aux espèces moins abondantes) qui varie d'une méthode à l'autre : cette distance n'est qu'un coefficient de similarité ou de corrélation, mais ses propriétés sont très importantes en ce qui concerne le résultat final.

Ce nuage de points ne peut être représenté qu'avec un grand nombre de dimensions. On va donc rechercher un système de référence plus simple et attaché au nuage de points. On commence donc par déterminer le centre de gravité du nuage, puis l'axe principal d'allongement du nuage (axe 1), puis un axe perpendiculaire au précédent (axe 2) qui forme un plan ajustant au mieux le nuage (plan des axes 1 et 2), etc... On démontre que ces axes factoriels peuvent être obtenus à partir des valeurs propres et des vecteurs propres de la matrice des distances. Le même calcul peut être effectué à partir du nuage de points représentant les prélèvements. Dans le type d'analyse utilisé ici, il existe une correspondance simple entre les axes factoriels extraits de ces deux nuages de points, ce qui permet, d'une part, de n'effectuer qu'une seule diagonalisation de matrice (recherche des valeurs et vecteurs propres) et d'autre part, d'avoir une représentation géométrique simultanée des espèces et des prélèvements, un point-espèce étant d'autant plus proche d'un point-prélèvement que cette espèce caractérise ce prélèvement. On associe donc automatiquement une ou plusieurs espèces à un type de milieu ou d'habitat ou à une période de l'année.

Fig. 1 REPRESENTATION DANS LE PLAN DES AXES 1 ET 2

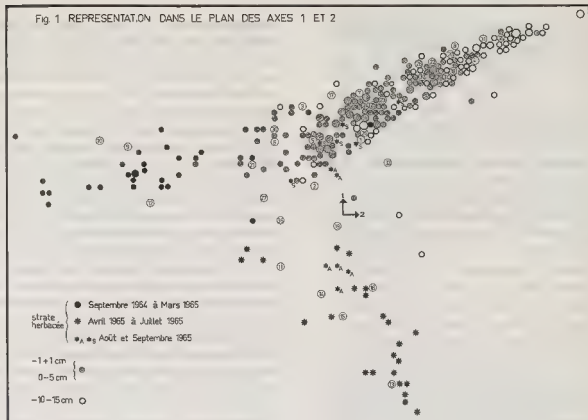


FIGURE 1

Fig. 2 REPRESENTATION DANS LE PLAN DES AXES 1 ET 3

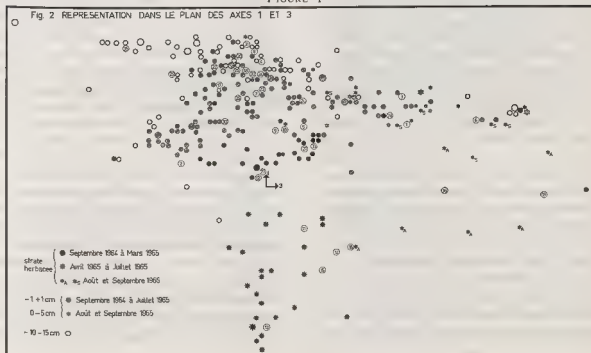


FIGURE 2

III. ETUDE DES COLLEMBOLS ISOTOMIDES
NEELIPLEONES ET SYMPHYPLEONES
ET DES ACARIENS GAMASIDES DE LA STATION C
(figures 1 et 2) :

Liste des espèces retenues dans l'analyse (espèces présentes dans plus de dix prélèvements) :

Collembolles Isotomides : (1) *Folsomia quadriculata* (Tullberg, 1871), (2) *Folsomia penicula* Bagnall, 1939, (3) *Folsomides parvulus* Stach, 1922, (4) *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896), (5) *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, (6) *Isotoma viridis* Bourlet, 1839.

Collembolles Neelipleones : (7) *Megalothorax minimus* Willem, 1900, (8) *Megalothorax incertus* Börner, 1903.

Collembolles Symphypléones : (9) *Ptenothrix atra* (Linné, 1758), (10) *Dicyrtomina minuta* (O. Fabricius, 1783), (11) *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer, 1898), (12) *Sminthurinus aureus* (Lubbock, 1862) var. *signata* Krausbauer, 1898, (13) *Deuterosminthurus flavus* Gisin, 1946, (14) *Allacma gallica* Carl, 1899, (15) *Allacma fusca* (Linné, 1758), (16) *Allacma fusca* var. *pustulata* Krausbauer, 1902. Acariens Gamasides : (17) *Pachylaelaps* sp. section A, (18) *Pachylaelaps* sp. section C, (19) *Amblyseius finlandicus* (Oudemans, 1915), (20) *Prozercon trögardhi* Halbert, 1923, (21) *Pergamasus crassipes* (L.) (Berlese, 1906), (22) *Pergamasus nathismus* Bhattacharyya, 1963, (23) *Pergamasus paulonimius* Athias, 1967, (24) *Pergamasus crinitus* Willmann, 1939, (25) *Pergamasus diversus* Halbert, 1915, (26) *Pergamasus suecicus* (Trägårdh, 1936), (27) *Pergamasus femoratus* Bhattacharyya, 1963, (28) *Veigaia nemorensis* (Koch, 1839), (29) *Veigaia* sp. (groupe *Exigua*), (30) *Leitneria granulata* (Halbert, 1923), (31) *Gaelolaelaps* sp. (groupe *Aculeifer*), (32) *Pseudolaelaps doderoi* (Berlese) sensu Evans et Till, 1966, (33) *Berlesiana denticulata* Evans, 1954, (34) *Rhodacarus* sp. type *Roseus*, (35) *Rhodacarus* sp. type *Simplex*, (36) *Leioseius bicolor* (Berlese, 1918).

Sur les figures 1 et 2 les points-espèces sont représentés par le numéro qui codifie l'espèce, les

points-prélèvements par un symbole indiquant le niveau du prélèvement et la période de l'année correspondante (pour la strate herbacée). Les niveaux —1 + 1 cm et 0 — 5 cm ont été représentés par un même symbole car ils ne présentent pas de différences notables.

La représentation dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 1) montre que la strate herbacée et les niveaux édaphiques ont une composition spécifique très différente. La strate herbacée est essentiellement l'habitat des Symphypléones (codes (9) à (16)). Les Néelipleones (7) (*Megalothorax minimus* et (8) *Megalothorax incertus*) sont strictement édaphiques. Les espèces les plus caractéristiques du sol sont celles dont les points représentatifs sont les plus éloignés vers le coin supérieur droit de la figure, c'est-à-dire (35) *Rhodacarus* sp. type *Simplex*, (31) *Gaelolaelaps* sp. (groupe *Aculeifer*) et (4) *Isotomiella minor*, les autres l'étant de moins en moins à mesure que l'on se rapproche des points représentant la strate herbacée. Un certain nombre d'espèces n'appartenant pas aux Symphypléones semblent cependant vivre de préférence dans la strate herbacée : il s'agit de (19) *Amblyseius finlandicus*, (36) *Leioseius bicolor* et (27) *Pergamasus femoratus*.

Deux populations de Symphypléones semblent se succéder au cours de l'année dans la strate herbacée : de septembre 1964 à mars 1965 une première population composée de (9) *Ptenothrix atra*, (10) *Dicyrtomina minuta* et (12) *Sminthurinus aureus* var. *signata*, d'avril 1965 à juillet-août 1965 une seconde population composée de (13) *Deuterosminthurus flavus*, (14) *Allacma gallica*, (15) *Allacma fusca*, (16) *Allacma fusca* var. *pustulata* et (11) *Sphaeridia pumilis*. Remarquons que ce changement de composition spécifique entre mars et avril 1965 correspond à l'apparition du tapis de mercuriales, dans lequel viennent donc s'installer d'autres espèces. Cette seconde population semble disparaître en septembre 1965 puisque les points correspondant à ces espèces ne sont plus associés aux points-prélèvements de ce mois. Notons qu'elle ne fait pas place à la première population comme l'on aurait pu s'y attendre (malheureusement l'échantillonnage n'a pu être poursuivi).

Quelques points représentatifs de la strate herbacée sont mal placés, c'est-à-dire situés parmi les points représentant le sol. Ils correspondent pour la plupart aux relevés du mois d'août 1965 (2 sur 6) et surtout du mois de septembre 1965 (6 sur 6). L'examen de la représentation dans le plan des axes 1 et 3 (fig. 2) permet d'expliquer cette situation. Les points correspondant aux mois d'août et septembre 1965 sont, pour la plupart, éloignés du côté des valeurs positives de l'axe 3, qu'il s'agisse de la strate herbacée ou des niveaux $-1 + 1$ cm et $0 - 5$ cm. Un certain nombre d'espèces caractérisent donc ces deux mois : il s'agit de (19) *Amblyseius finlandicus*, (6) *Isotoma viridis* et (36) *Leioseius bicolor*.

En résumé, on peut donc mettre en évidence une différence de composition spécifique entre la strate herbacée et les niveaux édaphiques, une succession de deux populations de Symphypléones épigés au cours de l'année, les mois d'août et surtout de septembre 1965 ayant une composition particulière, à cause de l'installation d'espèces apparaissant seulement à ce moment. Il n'est pas possible de mettre en évidence des différences entre le jour et la nuit : il faut donc estimer, jusqu'à plus ample information, qu'elles n'existent pas (au point de vue de la composition spécifique).

IV. ÉTUDE DES COLLEMBOLS ISOTOMIDES

ET PODUROMORPHES ET DES ACARIENS GAMASIDES
DE LA FORÊT DE SENART :

Liste des espèces retenues dans les analyses (espèces présentes dans plus de dix prélèvements) :

Collembolles Isotomides : (1) *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), (2) *Folsomia penicula* Bagnall, 1939, (3) *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896), (4) *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, (5) *Proisotoma minima* (Absolon, 1901).

Collembolles Poduromorphes : (6) *Neanura muscorum* (Templeton, 1835), (7) *Tullbergia krausbaueri* (Börner, 1901), (8) *Tullbergia callipygos* Börner, 1902, (9) *Xenylla tullbergi* Börner, 1903.

Acariens Gamasides : (10) *Epicrius canestrinii* (Haller, 1881), (11) *Holoparasitus* sp. (groupe *Pollicipatus*), (12) *Veigaia nemorensis* (Koch, 1839), (13) *Veigaia serrata* Willmann, 1935, (14) *Pergamasus crassipes* (L.) (Berlese, 1906), (15) *Pergamasus norvegicus* (Berlese, 1906), (16) *Pergamasus lapponicus* (Trägårdh, 1910), (17) *Pergamasus jugincola* Athias, 1967, (18) *Pergamasus cambriensis* Bhattacharyya, 1963, (19) *Pachylaelaps longisetis* Halbert, 1915, (20) *Rhodacarus* sp. type *Roseus*, (21) *Rhodacarus* sp. type *Simplex*, (22) *Macrolaspis opacus* (Koch, 1839), (23) *Neojordensia berlesei* (Oudemans, 1938), (24) *Asca aphidioides* (Linné, 1758), (25) *Leioseius bicolor* (Berlese, 1918), (26) *Leioseius brevipilis* Bernhardt, 1963.

A. Étude des Collembolles et des Acariens Gamasides (fig. 3 et 4) :

1) Première analyse :

La représentation dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 3) permet de mettre en évidence une différence de composition spécifique entre la litière et le sol proprement dit (horizons A_0 et A_1-A_2) :

Espèces de litière : (1) *Folsomia quadrioculata*, (2) *Folsomia penicula*, (4) *Isotoma notabilis*, (5) *Proisotoma minima*, (9) *Xenylla tullbergi*, (10) *Epicrius canestrinii*, (11) *Holoparasitus* sp. (groupe *Pollicipatus*), (12) *Veigaia nemorensis*, (14) *Pergamasus crassipes*, (15) *Pergamasus norvegicus*, (16) *Pergamasus lapponicus*, (23) *Neojordensia berlesei*, (24) *Asca aphidioides*, (25) *Leioseius bicolor*, (26) *Leioseius brevipilis*.

Espèces de profondeur : (2) *Folsomia penicula*, (2) *Isotomiella minor*, (7) *Tullbergia krausbaueri*, (8) *Tullbergia callipygos*, (13) *Veigaia serrata*, (17) *Pergamasus jugincola*, (18) *Pergamasus cambriensis*, (19) *Pachylaelaps longisetis*, (20) *Rhodacarus* sp. type *Roseus*, (21) *Rhodacarus* sp. type *Simplex*.

(6) *Neanura muscorum* et (22) *Macrolaspis opacus* sont intermédiaires entre ces deux catégories. (2) *Folsomia penicula* figure dans les deux listes : cette espèce est en effet aussi abondante dans le sol que

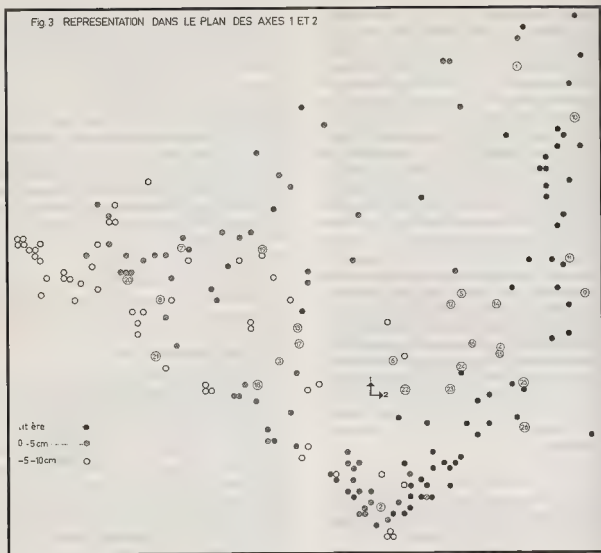


FIGURE 3

dans la litière. (1) *Folsomia quadrioculata* se trouve aussi dans le sol mais moins fréquemment.

Cette analyse met également en évidence un phénomène de ségrégation entre (1) *Folsomia quadrioculata* et (2) *Folsomia penicula* dans la litière. On peut observer sur la figure 3 que ces deux espèces forment les deux pôles du nuage de points correspondant à la litière (ce dernier n'est qu'un mince cordon tendu entre ces pôles, les points se regroupant

surtout d'un côté ou de l'autre). Comme ces deux espèces sont seules en cause dans cette ségrégation (les autres espèces sont, pour la plupart, rassemblées au milieu (*)), qu'elles sont très proches au point de

(10) *Epicrius canestrinii* est proche de (1) *Folsomia quadrioculata* mais elle est peu fréquente (elle est présente seulement dans dix prélèvements de litière), par conséquent sa position est trop sujette aux fluctuations d'échantillonnage pour que l'on en puisse tirer des conclusions.

Fig.4 REPRESENTATION DANS LE PLAN DES AXES 1 ET 2.

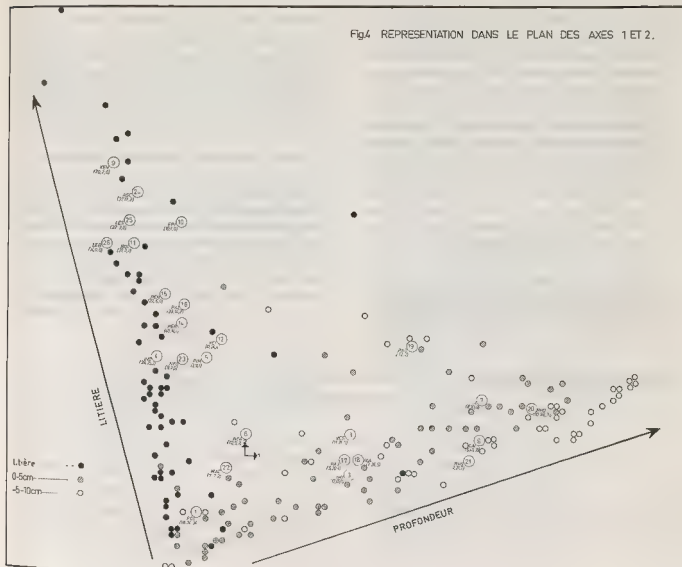


FIGURE 4

vue systématique et écologique, et en nombre assez important dans tous les prélèvements, il est fort possible que cette ségrégation soit due à une compétition. Il serait intéressant, pour étudier ce phénomène par la suite, de cartographier la répartition des populations de ces deux espèces sur le terrain à un moment donné de l'année, et, d'autre part, d'observer leur comportement en élevage.

2) Seconde analyse.

Dans cette analyse, *Folsomia quadrioculata* et *Folsomia penicula* ont été réunies en une seule catégorie, (1) *Folsomia*, afin de mettre en évidence les gradients de préférence pour les espèces de litière et de profondeur. Le nuage présente maintenant deux branches, l'une pour la litière, l'autre pour la profondeur, (1) *Folsomia* étant à leur intersection, avec (22) *Macro-*

laspis opacus et (6) *Neanura muscorum*. A côté du code numérique des espèces et en-dessous de leur code alphabétique se trouvent trois coefficients correspondant à la fréquence absolue (nombre de prélèvements où l'espèce est présente) dans la litière, le niveau 0 — 5 cm et le niveau — 5 — 10 cm. Les espèces les plus caractéristiques d'un habitat ou de l'autre sont situées à l'extrémité de l'une ou l'autre branche, par exemple pour la litière : (9) *Xenylla tullbergi*, (24) *Asca aphidioides*, (25) *Leioseius bicolor*, (26) *Leioseius brevipilis*, (11) *Holoparasitus sp.* (groupe *Pollicipatus*) et (10) *Epicrius canestrinii*, pour la profondeur : (20) *Rhodacarus sp. type Roseus*, (21) *Rhodacarus sp. type Simplex*, (19) *Pachylaelaps longisetis*, (7) *Tullbergia krausbaueri* et (8) *Tullbergia callipygos*. Il faut remarquer cependant que, même pour les espèces de profondeur, la fréquence au niveau — 5 — 10 cm est toujours inférieure à celle

du niveau 0 — 5 cm (raréfaction des animaux à mesure que l'on s'enfonce).

En résumé, il est possible de mettre en évidence une différence de composition spécifique entre la litière et le sol sous-jacent ainsi qu'un phénomène de ségrégation entre deux espèces voisines.

B. Etude des Acariens Gamasides seuls (fig. 5) :

Une analyse partielle a été effectuée sur les Acariens Gamasides. La représentation dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 5) permet de mettre en évidence, outre les différences de composition spécifique entre la litière et la profondeur, une succession de deux populations au cours de l'année, dans la litière : la première, de mars 1966 à août 1966 est composée de (23) *Neojordensia berlesei*, (24) *Asca aphidioides*,

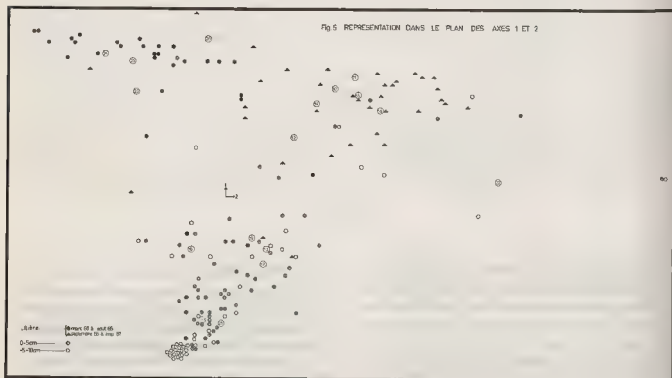


FIGURE 5

(25) *Leioserius bicolor* et (26) *Leioserius brevipilis*; la seconde, de septembre 1966 à mai 1967, est constituée par (10) *Epicrius canestrinii*, (11) *Holoparasitus* sp. (groupe *Pollicipatus*), (12) *Veigaia nemorensis*, (14) *Pergamasus crassipes*, (15) *Pergamasus norvegicus*, (16) *Pergamasus lapponicus*. (22) *Macroholaspis opacus*, bien que n'étant pas caractéristique de la litière, semble cependant fortement liée à la seconde population. Comme les mois de mars, avril et mai 1967 n'ont pas la même composition spécifique que les mêmes mois en 1966, il n'est pas possible d'affirmer qu'il s'agit là de variations saisonnières. Peut-être s'agit-il simplement d'un remplacement d'espèces indépendant du cycle des saisons. Seul un échantillonnage sur plusieurs années aurait permis de répondre à cette question.

V. CONCLUSIONS

L'analyse factorielle des correspondances permet de dégager la structure d'un ensemble de données, malgré une complexité apparente : en effet, les espèces étant pour la plupart peu fréquentes (à cause du phénomène d'aggrégation), les relevés paraissent à première vue très dissemblables. C'est pourquoi seule une telle méthode synthétique peut être utilisée pour dégager l'essentiel.

On a pu ainsi mettre en évidence l'existence de groupes d'espèces localisés à la fois dans le temps et dans l'espace. Il est remarquable que les variations

qui se produisent au cours de l'année engagent plusieurs espèces en même temps et cela montre clairement l'importance des relations interspécifiques dans la compréhension de la dynamique des biocénoses.

Cependant, il s'agit ici d'un travail purement descriptif, car l'analyse factorielle ne peut être que descriptive. Le terrain est en quelque sorte dégagé pour des études ultérieures, où l'observation et l'expérimentation pourront seules permettre d'expliquer les phénomènes mis à jour dans ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER (G.) et COMBEAU (A.), 1971. — Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré, in *Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré*, 253 pages, Paris, Editions du C.N.R.S.
- BAUZON (D.), ROUILLER (J.) et BACHELIER (G.), 1967. — Caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols de la station R. C. P. 40 de la Forêt de Sénart et du Parc de Brunoy. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, IV, 4, pp. 533-551.
- CORDIER (B.), 1965. — L'analyse factorielle des correspondances. *Thèse de 3^e cycle*, Rennes.
- VANNIER (G.) et CANELA DA FONSECA (J. P.), 1966. — L'échantillonnage de la microfaune du sol, *La Terre et la Vie*, I, p. 77-104.
- VANNIER (G.), 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. *Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol*, 319 pages, Paris, Editions du C.N.R.S.

LES CAECULIDAE (ACARIENS PROSTIGMATES) QUELQUES ASPECTS DE LEURS PARTICULARITÉS ÉCO-ÉTHOLOGIQUES

par Yves COINEAU

Centre d'Ecologie Médit. Mas de la Serre
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

I. — LEUR PLACE AU SEIN DES ACARIENS

La famille des *Caeculidae* constitue une entité systématique dont l'homogénéité et l'originalité justifiaient pleinement la création pour elle seule d'une superfamille : *Caeculoidae* Ewing 1934. Ces Acariens se rangent dans le super-ordre des *Actinotrichida*, regroupant les Acariens caractérisés entr'autre par la présence, dans leurs poils ordinaires, d'un axe constitué par une substance biréfringente à laquelle GRANDJEAN a donné le nom d'*actinopiline*. Leurs poils s'éclairent donc lorsqu'ils sont placés entre nicols croisés. La présence de ce véritable réactif est corrélaté avec de nombreux autres caractères, et cet ensemble de critères permet de séparer nettement deux grands groupes d'Acariens :

— *Actinotrichida*

— *Anactinotrichida*

Quelques formes bien connues nous permettront de concrétiser cette classification :

Les Tiques et les Gamases dépourvus d'*actinopiline* sont à placer dans les *Anactinotrichida*, alors que les Oribates, les Sarcoptes et les Trombidions doivent être rangés dans les *Actinotrichida*.

Les *Caeculidae* sont proches des Trombidions, mais contrairement à ces derniers, ils mènent une vie libre sans stade parasite. Les uns et les autres sont des Prostigmates caractérisés notamment par la pos-

session d'un appareil trachéen qui émerge entre les bases des chélicères.

II. — ASPECT GENERAL ET ETHOLOGIE ALIMENTAIRE

Les *Caeculidae* ont un habitus bien original, que l'on n'oublie pas lorsqu'on a vu l'un d'entr'eux. Ce sont des Acariens d'assez forte taille, certains adultes dépassent 1,5 mm. Leur corps est aplati, assez fortement sclérifié dans les régions dorsales et épimériques, les parois ventrales et postérieures étant constituées par un tégument souple et plissé. Les dépressions longitudinales et transverses qui sillonnent la face dorsale du corps y délimitent des sclérites dont la distribution confère à ces arthropodes un aspect caractéristique. La région antérieure du corps s'avance en visière chez certains, alors que d'autres ont le front fuyant. On remarque enfin dans la région latéro-dorsale une paire de sclérites verruqueux portant chacun deux yeux.

Ventralement, dans la moitié postérieure du corps, deux paires sagittales de volets sclérifiés signalent les ouvertures génitale et anale, cette dernière étant la plus postérieure.

Mais le caractère le plus remarquable est sans nul doute la morphologie et la spinulation des pattes

antérieures. Sur ces appendices qui sont de bonne taille, on remarque deux rangées longitudinales de poils longs et robustes enchassés sur des verrues tégumentaires saillantes. Ces pattes ont l'aspect de rateaux, ce qui a valu à ces Acariens l'appellation de « Rake-legged mites ». Elles leurs servent d'appareil de capture (fig. 1).

Ces Acariens sont en effet des microprédateurs qui se nourrissent en particulier d'arthropodes plus petits qu'eux, tels que les Collembolles, des Psocoptères, des Acariens immatures. Ils rejettent toutefois ceux dont les téguments sont trop coriaces comme beaucoup d'Oribates adultes, et par ailleurs, les Collembolles du genre *Neanura* ne leur conviennent pas.

Ils chassent généralement à l'affût en mettant à profit leur parfaite immobilité et peut-être une certaine homochromie voire homotypie. Ils adoptent une attitude d'attente caractéristique (fig. 1 B), leur corps repose sur leurs trois dernières paires de pattes, les antérieures étant relevées et légèrement écartées. Sur ces dernières, on remarque deux rangées longitudi-

nales de poils longs et robustes implantés sur des verrues tégumentaires saillantes. Lorsqu'une proie passe à leur portée, ces pattes antérieures s'abattent sur elle, l'emprisonnent et la pressent contre la région buccale; elle est alors transpercée et sucée (fig. 1 A).

Les pattes antérieures fonctionnent donc comme un piège articulé qui enveloppe la proie en constituant autour d'elle une cage, dont les barreaux ne sont autres que les poils spiniformes qui se font face, les articles jouant le rôle d'arrêtes.

III. — ECOLOGIE ET ETHOLOGIE DES CAECULIDAE

A — GÉNÉRALITÉS.

Les Caeculidae sont des Acariens xérophiles que l'on rencontre dans les endroits ensoleillés secs, bien drainés pauvres en humus et peu protégés des rigueurs climatiques tels que les lithosols, les formations pelliculaires, les milieux saxicoles, lapidicoles, lithoclasiques et sabulicoles.

La plupart de ces milieux se trouvent réalisés avec des composants différents à toutes les altitudes et sur divers substrats. Ils peuvent correspondre à des formations éoclimatiques (dunes, falaises, crêtes de montagnes...) ou à des stades de dégradation de nature anthropogène.

— A basse et moyenne altitude.

Ces milieux dégradés sont communs dans les régions du globe à climat méditerranéen et dans les régions chaudes sub-désertiques et désertiques des différents continents où l'on a d'ailleurs récolté ces Acariens.

En Europe, la limite septentrionale des *Caeculidae* est mal connue et assez difficile à définir. Elle correspond à des stations isolées qui manifestent un certain caractère xérophile comme les escarpements

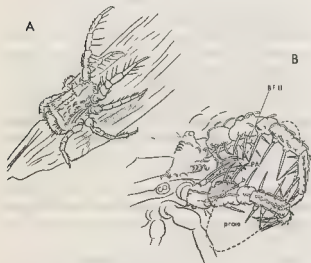


FIG. 1. — La capture des proies chez *Allocaculus catalanus*. A) attitude d'attente; B) détail des pattes enserrant la proie. Les pattes antérieures constituent une véritable cage articulée qui s'abat sur la proie, l'emprisonne et la presse contre le gnathosoma qui la transperce et la suce; on remarquera la disposition des poils des alignements latéro-ventraux qui jouent le rôle de barreaux. (D'après Y. COINEAU, fig. 101, 1971).

calcaires de Gumpoldkirchen près de Vienne en Autriche (KUNHELT, 1957, p. 194 et suivantes) et certains lithosols calcaires dans l'Unterfranken (Bavière septentrionale, Allemagne) (PIEPER H., 1970).

— En haute montagne.

Les zones rocheuses des crêtes et des adréts constituent un vaste territoire pour les Caeculidae.

B — LES CONDITIONS STATIONNELLES PROPICES AUX DIFFÉRENTES ESPÈCES DE CAECULIDAE DES PYRÉNÉES-ORIENTALES.

Les Pyrénées-Orientales présentent une zonation qui est remarquable tant par l'amplitude de sa gamme que par sa condensation géographique. Elle offre aux *Caeculidae* tout l'éventail des biotopes qui leur conviennent en Europe.

Nous allons envisager successivement le cas de chacune des cinq espèces actuellement connues de la région. Trois d'entr'elles : *Caeculus echinipes*, *Allocaeculus catalanus*, *Microcaeculus steineri delamarei*, peuvent se rencontrer ensemble, mais pour chacune d'elles les conditions optimales sont différentes.

1) *Caeculus echinipes* L. Dufour 1832.

Cette espèce est par excellence, le *Caeculidae* des hautes montagnes de l'empire holarctique. C'est la seule espèce de cette famille que nous ayons récoltée au-dessus de 1 500 m d'altitude dans le massif du Canigou. Par contre, nous l'avons rencontrée en compagnie de *Allocaeculus catalanus*, au cœur même des étages euméditerranéens à une centaine de mètres d'altitude seulement. La station la plus florissante que nous connaissons, se situe à un peu plus de 2 000 m sur le flanc ensoleillé d'une crête rocheuse débitée par le gel. Ces animaux se trouvaient en assez grand nombre sous les plaques gélives de l'adrêt et de la crête, à condition toutefois que l'es-

pace lithoclasique ne soit pas encombré de débris végétaux. Ils étaient par contre absents dans les lithoclasses qui auraient été convenables, mais qui se situaient sur le flanc ombragé et humide, comme le montre la coupe schématique de la figure 2. Ces animaux s'accommodent des biotopes peu protégés soumis à un déneigement précoce, les lithoclasses de la rhodoraie qui restent longtemps sous un manteau de neige ne leur conviennent pas.

2) *Allocaeculus catalanus* Franz 1954.

Il présente aussi une répartition de grande amplitude altitudinale. On le rencontre depuis les rochers littoraux, jusqu'à 1 500 m d'altitude. Il se trouve, comme la plupart des *Caeculidae* sous des pierres ou dans les lithoclasses, mais il semble affectionner, plus que les autres, les débris retenus sur les rochers ensoleillés à l'abri des plantes isolées. Son cérotégument, qui se charge de débris divers provenant du milieu environnant, lui confère une certaine homochromie, et son abondante chétotaxie ainsi que son immobilité réflexe, le rendent homotypique au sein de l'humus brut.

Les schistes de la côte rocheuse, brûlés par le soleil méditerranéen et battus par un vent violent chargé d'embruns, offrent une frange littorale aride, à végétation clairsemée, où l'on rencontre régulièrement de petites populations de cette espèce.

Ces groupements des parois rocheuses verticales ou fortement inclinées, soumis à des influences édapho-marines, offrent un aspect « en mosaïque » (RIOUX, ROUX et PIGNATTI, 1955) en raison de la diversité des conditions stationnelles. Leur ensemble correspond à l'*Armerietum ruscionensis* Br. Bl. 1952. *Allocaeculus catalanus* se cantonne dans les endroits les plus secs, et les plus pauvres en sol. Sa distribution ne se superpose pas simplement au canevas végétal. Il recherche beaucoup plus un certain faciès que le voisinage ou le couvert d'une espèce bien précise. La plus propice est sans nul doute *Camphorosma monspeliaca*. Toutefois, il faut considérer chez la Camphorine, deux types morpholo-



FIG. 2. — Coupe schématique de la crête au niveau de la station à *Caeculus echinipes*, au col des Cortalets (alt. 2020 m) dans le massif du Canigou. On reconnaît sur la moitié gauche la soulane, l'ombrée étant schématisée à droite. Les flèches provenant des signes ⊕ indiquent des biotopes dans lesquels on peut rencontrer *Caeculus echinipes* Dufour 1832, celles qui proviennent de 0 vides désignent au contraire des endroits où l'on n'a jamais trouvé de *Caeculidæ*. Au-dessous de cette coupe, nous figurons un détail de lithoclaste de gelification abritant des *Caeculidæ*. *Ce.*, *Caeculus echinipes* Dufour 1832. *Es.*, *Epilobium spicatum* Lam.; *Jn.*, *Juniperus communis*; *l.* lièvre; *Lp.*, *Lilium pyrenaicum* Gouan; *M.*, *Vaccinium myrtillus* L.; *m.*, tapis de mousses; *Pu.*, *Pinus uncinata* Ramond; *Rf.*, *Rhododendron ferrugineum* L.; *Rp.*, *Rubus idaeus* L.; *Rh.*, *Rhizocarpon lecanorinum* (Floerke) Anders et Candelarella *vitellina* (Ehrh.) Mull. Aarg.; *t.*, terre; *Sp.* *Cytisus purgans* L.; *U.*, *Umbilicaria*; *U. cylindrica* (L.) Del.; *U. subglabra* (Nyl.) Harm.; *U. decussata* (Vill.) Frey, deux espèces de *Parmelia* ont été relevées dans cette mosaïque de lichens *P. interuniformis* (Vill.) Ach. et *P. stygia* (L.) Ach. v. *septentrionalis* Lyngb.

Les déterminations des lichens sont dues à l'amabilité du Professeur G. CLAUZADE, Agrégé de l'Université, à qui nous exprimons nos vifs remerciements. (D'après Y. COINEAU, fig. 115, 1971).

giques : une forme compacte et des spécimens à port lâche. Ce sont ces derniers qui ont sa préférence.

A l'intérieur des terres, nous l'avons récolté à basse et moyenne altitude sur des rochers compacts siliceux ou calcaires dans des stations xérothermes. Il se rencontre parfois dans des lithoclastes ou dans des mousses rases sur rocher, mais il se trouve le plus souvent dans des débris (humus brut et cailloutis) retenus sur les replats de la roche au pied et à l'abri de chamaephytes saxicoles.

3) *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952.

Cette autre espèce se rencontre parfois en compagnie d'*Allocaeculus catalanus*, mais alors que ce

dernier habite surtout les formations pelliculaires relativement riches en débris organiques et terrigènes, *M. hispanicus* colonise au contraire les milieux plus désolés tels que les *microcuvettes rocheuses à cailloutis* et les *lithoclastes*. Le milieu lithoclastique est particulièrement bien développé dans les schistes des flancs de certaines vallées des Albères (fig. 3). Le maquis offre dans cette région une couverture fortement lacunaire où les pelouses rases discontinues de l'*Helianthemion guttati* Br. Bl. 1931 s'agencent en puzzle complexe avec les rochers nus d'une part, et les groupements arbustifs du *cisto-lavanduletea* Br. Bl. 1940, d'autre part. Ces formations qui constituent trois étapes de dégradation du même climax forestier se disposent le plus souvent en au-

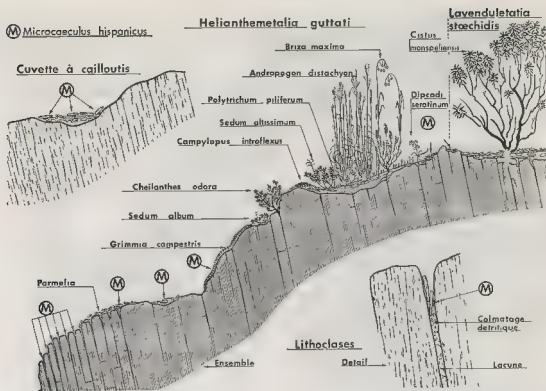


Fig. 3 - Coupe schématique de la station de la « route de Pouda » près de Banyuls-sur-Mer, permettant de situer, par rapport à la couverture végétale et à l'état de la roche mère, les biotopes susceptibles de convenir à *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952. Cette espèce est également accompagnée par *Aliocaulus catalanus* Franz 1954, dans les lithoclastes, les cailloutis et les litères pelliculaires, ce dernier biotope convenant mieux à la seconde espèce (D'après COINEAU, 1971, fig. 114).

roches festonnées. *M. hispanicus* se rencontre dans les formations pelliculaires de lichens (*Parmelia stenophylla*) et de mousses (*Grimmia campestris* Bruch) qui couvrent les rochers et surtout dans les fentes des schistes qui sont particulièrement nombreuses dans les affleurements où le plan de clivage est redressé. Les deux plaques qui s'affrontent, s'entrebaillent plus ou moins, et les eaux de ruissellement ainsi que le vent y entraînent des éléments détritiques qui comblent la crevasse. Les fragments grossiers restent généralement en surface, et les particules fines sablonneuses sont entraînées vers le fond. Une zonation s'esquisse, mais elle est fortement perturbée par l'activité de certains animaux qui y tissent des fourreaux et y construisent des cocons déterminant la formation de lacunes et de chenaux plus ou moins anarchiques. *Microcaeculus hispanicus* s'en-

fonce très rarement en profondeur, le colmatage détritique le lui interdisant d'ailleurs. On le trouve généralement dans la frange supérieure de l'espace lithoclastique où il manifeste un comportement thigmotactique.

Les lithoclastes susceptibles d'héberger *M. hispanicus*, ne sont pas l'apanage des schistes cristallins, nous l'avons rencontré également dans des calcaires en plaquettes et dans les fentes des calcaires compacts, mais il se cantonne aux moyennes altitudes (jusque vers 900 m semble-t-il).

4) *Microcaeculus steineri delamarei* Coineau 1971.

C'est avant tout un *Caeculidae* lapidicole. Nous ne connaissons pour l'instant qu'une seule station à une vingtaine de kilomètres au Nord de Perpignan.

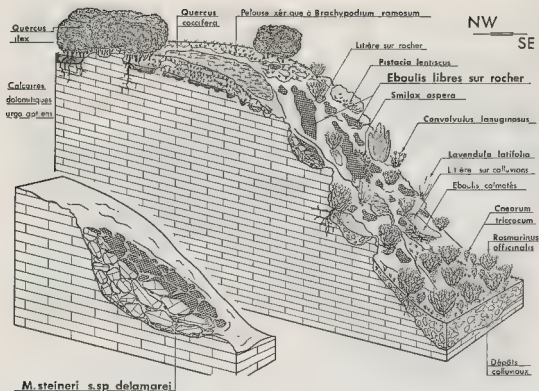


FIG. 4. — Bloc diagramme de la falaise de Font-estrange. Cette interprétation schématique permet de situer les éboulis non coarctés sur rocher (plages quadrillées) dont nous figurons un exemple au premier plan à une autre échelle. (d'après COINEAU, 1971, fig. 113)

C'est une falaise de calcaire compact dolomitique particulièrement chaude et ensoleillée (fig. 4).

Sur le plateau, la terre est peu profonde, la roche mère apparaît souvent sur ce sol particulièrement dégradé, où les associations pionnières de la série du chêne vert (*Quercus ilex*) tendent à reconstituer la forêt climacique. Le rebord du plateau n'est pas une chute brutale, mais avec l'accélération de la pente, les langues de terre disparaissent, et à mi-pente, on reconnaît une zone particulièrement dénudée de rocher et de gros éboulis. La pente s'affaiblit ensuite, la roche en place disparaît progressivement sous les formations colluviales, et la végétation lacunaire se reforme. On retrouve la pelouse à *Brachypodium ramosum* et *Phlomis lychnitis*.

Microcaeculus steineri delamarei a des exigences très précises. Il vit uniquement dans les éboulis rete-

nus sur la roche nue. Nous qualifions ces *éboulis de libres*, pour les opposer aux accumulations colluviales plus ou moins enrobées d'argile de décalcification dans lesquelles on ne le rencontre pour ainsi dire jamais. Les spécimens se font rares et disparaissent rapidement dès que l'on s'éloigne de ces conditions qui semblent caractérisées par la pauvreté en matière organique et argileuse, le contact direct avec le rocher et un bon drainage favorisé par la pente.

C — *Microcaeculus sabulicola* FRANZ 1952, CAECULIDAE SABUCOLE STÉNOTOPE DES DUNES LITTORALES.

Cette espèce va retenir plus longuement notre attention.

Microcaeculus sabulicola se rencontre sur les côtes sableuses de la péninsule ibérique et du Golfe du Lion. Il a été récolté près de Porto sur le littoral atlantique et en divers points des bords de la Méditerranée jusqu'au Delta du Rhône. Il existe sur le littoral du Rif et présente une espèce vicariante sur la côte atlantique marocaine *M. insularis* Franz, ainsi qu'une autre en Corse *M. franzi* Coineau 1968.

Nous avons étudié sa répartition sur le cordon littoral qui sépare l'étang de Canet de la Mer.

1) Le milieu.

Cette étroite bande de sable que constitue le lido présente plusieurs secteurs parallèles au rivage (fig. 5) :

En partant de la mer après avoir traversé la plage qui est aphytique, on aborde la *dune vive*. Dans cette région, cette zone a été fortement remaniée par les grandes tempêtes comme en témoigne la microfalaie de sable. Nous sommes en présence d'une *fausse caoudeyre*, et les plantes édifiatrices de la dune ont entrepris de réparer les dommages. L'Ammophile est le principal artisan de l'édification des dunes de comblement qui vont opérer cette cicatrization. Derrière la butte de sable qu'elle a fait surgir, s'étend un gazon d'*Agropyretum junceum*, autre plante pionnière qui donne lieu à une formation tabulaire. Cette frange littorale est le théâtre d'une lutte perpétuelle entre les efforts constructifs de l'Ammophile aidée de son cortège floristique, et les agressions du vent et de la mer. On la qualifie de *dune vive*. Le sable y est mobile et pauvre en éléments organiques et limoneux.

Le rebord de la microfalaie marque la limite de la *dune vive* et le passage à une zone stabilisée par la végétation : la *dune fixée*. Sur ces sables siliceux, cette fixation est presque uniquement l'œuvre d'*Ephedra distachya*. Cet arbuste ensablé se signale par l'extrémité de ses rameaux constituant une pelouse sèche qui retient dans son latic le sable fin arraché par la Tramontane dans les zones dénudées.

La dune fixée constitue une nappe cahoteuse couverte en outre par les coussins sombres de *Dianthus*

catalaunicus, et les touffes dorées de *Corynephorus canescens*.

En continuant du côté de l'étang, on aborde une dépression de sables limoneux et salés qui entoure la lagune. C'est le *sansouire*. Cette formation à sables colmatés salés et humides ne convient pas à *Microcaeculus sabulicola*.

2) Sa répartition vue sous l'angle éco-éthologique.

Les populations les plus denses se trouvent sur la dune vive au niveau de l'*Agropyretum* dont le sable, largement découvert, est à peine marbré par des taches irrégulières d'humus brut pelliculaire épissamique.

L'*Ephedra* héberge également *Microcaeculus sabulicola* dans les zones où son recouvrement, plus ou moins lacunaire, laisse apparaître le sable, mais la densité des *Caeculidae* est beaucoup plus faible.

Par ailleurs, certaines zones de la dune fixée ne conviennent pas à cet Acarien. On ne le rencontre pas lorsque la couche d'humus brut est trop importante, ou lorsque la couverture végétale est trop fermée comme cela se produit par exemple dans les zones où le lichen *Cladonia endiviaefolia* constitue une nappe continue.

Il lui faut un sable mobile découvert. En outre, le sable doit être fin : *M. sabulicola* est absent des sables nus du *Corynephorum* qui sont enrichis en surface en éléments grossiers sous l'effet du vannage éolien. Enfin, nous ne l'avons pas récolté dans la dune vive d'Argelès-sur-Mer où le sable est particulièrement grossier.

Cette localisation se comprend fort bien lorsqu'on examine le comportement de cet animal qui pratique un mode de fouissement original que nous avons qualifié de *trépidant* (fig. 6). Ses pattes antérieures, qui sont relativement courtes et trapues, sont animées d'un tremblement qu'elles communiquent aux grains de sable tout en s'insinuant entr'eux. La couche superficielle se trouve comme fluidifiée, et il s'opère autour de l'animal un cycle de permutation des grains lui permettant de s'enfouir.

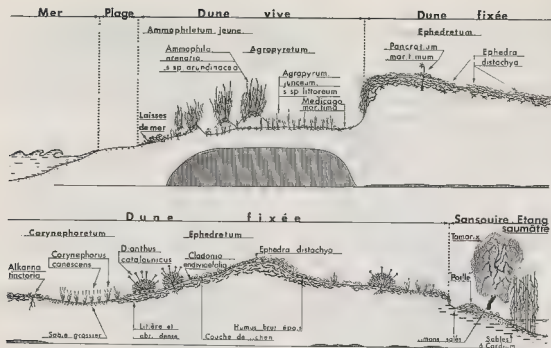


FIG. 5. — Transect effectué sur le lido de l'étang de Canet, au nord du grau, à un endroit où la sansouire est peu développée, la mer étant à droite et la lagune à gauche lorsque l'on regarde vers le sud. La moitié inférieure doit être imaginée à la suite de la coupe du haut. Il s'agit évidemment d'une figuration théorique sur laquelle nous faisons apparaître d'une part, l'importance relative des populations de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952, traduite par l'amplitude de la bande hachurée verticalement, et d'autre part, les principales causes de leur absence ou de leur rareté que nous avons rassemblés dans le demi transect inférieur. (D'après COINEAU, 1971, fig. 104).

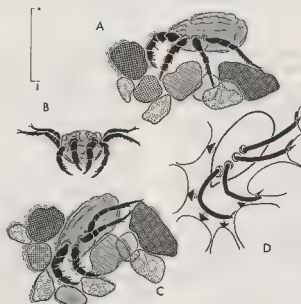


FIG. 6. — Le fouissement trépidant de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952. A, C) Deux phases de la pénétration dans la couche de sable; les contours multiples schématisent le tremblement des pattes antérieures et du corps qui « fluidifient » le sable; les grains correspondent aux contours apparents d'éléments provenant de la station et qui sont figurés à la même échelle que l'animal. B) Aspect de l'animal vu de face au cours de sa pénétration. D) Interprétation schématisée. (D'après COINEAU, 1971, fig. 102).

Une telle technique ne peut réussir que dans un sable mobile et celui-ci ne doit être ni trop grossier, ni trop fin comme l'ont confirmé des récoltes systématiques récentes (AIGON, 1971) (Mémoire de Maîtrise de Géographie de l'Université Paul Valéry, Montpellier, fascicule dactylographié).

On peut enfin déclancher à volonté le fouissement sur un sable convenable par l'action d'un simple courant d'air. Ce réflexe évite sans doute à l'animal d'être emporté par le vent hors de la zone à sables mobiles. Il faut ajouter à cela qu'il jouit d'une homotypie parfaite : lorsqu'il est inquiet, il replie les pattes sous son corps blanchâtre à contours émoussés, et devient indiscernable au milieu des grains de

quartz. *Microcaeculus sabulicola* est donc remarquablement adapté à la vie et à son maintien dans un milieu étroitement défini. C'est un excellent exemple d'organisme sténotope.

BIBLIOGRAPHIE

On trouvera les références concernant ce sujet dans :
COINEAU (Yves), 1971. — Eléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des *Caeculidae* (Acariens). Thèse Ronéo, n° d'enregistrement au C.N.R.S., A. O. 5279. Sous presse, 1973. Mem. Mus. Hist. Nat., Paris.

ÉCOLOGIE DES PHORONIDIENS

par Christian C. EMIG

Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille.

RÉSUMÉ

Dans cette étude, nous proposons une mise au point des connaissances sur l'écologie des phoronidiens. La plupart des espèces sont enfoncées verticalement dans des sédiments meubles (des vases aux sables grossiers); les autres sont encroûtantes ou perforantes dans des substrats durs, roches et coquilles généralement, exception faite pour *Phoronis australis* (dans des tubes de cérian-

thes). L'écologie de chaque espèce est décrite et discutée : substrats, tube, facteurs écologiques, distribution (biomasse et production chez *Phoronis psammophila*), répartition biocénétique. *Eurythermes* et *euryhalins*, les phoronidiens sont surtout liés à l'hydrodynamisme, mais d'autres facteurs jouent également des rôles importants.

SUMMARY

This study is a review on ecology of *Phoronida*. Most the species live in a tube standing vertically in soft bottom (mud to coarse sand); the other species encrust or burrow into rocks and shells generally (except *Phoronis australis* : into *cerianthid* tubes). The ecology of each species is described and discussed : substrates, tube,

ecological requirements, distribution, density, (biomass and production in *Phoronis psammophila*), biocénotic position. *Eurytherm* and *euryhalin* *Phoronida* (impingement feeders) are especially submitted to hydrodynamism, but other characteristics play also important parts in their ecology.

INTRODUCTION

Depuis une dizaine d'années, les recherches bionomiques ont contribué, de part leur développement, à l'élargissement rapide de nos connaissances sur l'écologie et la distribution des phoronidiens. Avec les engins couramment utilisés (dragues, bennes), les résultats de récolte des phoronidiens sont médiocres; aussi est-il nécessaire d'utiliser d'autres moyens de prélèvement. Les meilleurs résultats sont actuellement obtenus par la plongée en scaphandre autonome, dont les avantages ont déjà été signalés à plusieurs reprises (EMIG, 1971b) et par les aspirateurs sous-marins qui représentent le moyen de récolte

le plus efficace dans les substrats meubles (EMIG et LIENHART, 1966, 1968; EMIG, 1971b); le meilleur moyen sur substrats durs est la plongée.

Dans cette étude, nous nous proposons de faire une mise au point des connaissances actuelles sur l'écologie des phoronidiens. Ces derniers se répartissent en deux groupes selon la nature du substrat : — substrat dur, où les espèces sont perforantes ou encroûtantes; — substrat meuble, dans lesquels les animaux sont généralement enfoncés verticalement.

Nous utiliserons la liste des espèces de phoronidiens établie récemment par EMIG (1971b), tandis que pour les références biocénétiques nous feront appel au travail de PERES (1967).

I. — *Phoronis ovalis* WRIGHT, 1856

Phoronis ovalis est une espèce perforante, généralement dans des coquilles vides de mollusques, mais aussi dans d'autres substrats, comme les balanes (MARCUS, 1949) et plus précisément *Balanus nubilus* (MARSDEN, 1959), comme des « limestone cliffs » (MARSDEN, 1959). Les espèces de mollusques, dans les coquilles desquels *P. ovalis* a été découverte, sont les suivantes : *Ostrea edulis* (WRIGHT, 1856; CORI, 1939; SILEN, 1952) ou huîtres (FORNERIS, 1959); *Neptunea antiqua* (HARMER, 1917); *Modiola modiolus* (BRATTSTRÖM, 1943; LÖNÖY, 1954; *Thais floridana* (MARCUS, 1949); *Pecten* (Bruce et al., 1963; Theodor, 1964); *Cyprina islandica* (SILEN, 1952; LÖNÖY, 1954); *Concholepas concholepas* (EMIG, 1969b; ARENAS, 1972); *Mytilus canaliculus* vivantes (SILEN, 1956); *Mytilus* sp. (MARCUS, 1949); *Glycimeris* (BRUCE et al., 1963); *Pododesmus*, *Crepidula* et *Hinnetes* (MARSDEN, 1959); *Nucella* sp. et *Fissurella nigra* (ARENAS, 1972); enfin, dans diverses coquilles d'après MEEK (1917), MORTON et MILLER (1968).

A l'exception des coquilles de *Mytilus canaliculus* vivantes (SILEN, 1956), *Phoronis ovalis* ne perce que des coquilles vides et abîmées (« decayed »). Cet aspect des coquilles serait dû non aux *Phoronis*, mais à des végétaux (HARMER, 1917). Seul MARCUS (1949) mentionne que les coquilles examinées sont cassées, mais avec la surface en bon état. Pour FORNERIS (1959), la perforation serait plus facile dans des coquilles dont le périostacum est abîmé. *P. ovalis* fore ses propres galeries dans les parties de la coquille non habitées par d'autres foreurs, dont elle n'utilise qu'exceptionnellement les perforations. Les galeries sont sinueuses, parallèles à la surface de la coquille, et à différentes profondeurs dans l'épaisseur de celle-ci (LÖNÖY, 1954) ou dans la couche située immédiatement sous le périostacum (BRATTSTRÖM, 1943), ou sous le périostacum entre la couche prismatique et la couche de nacre (MARCUS, 1949). D'après ARENAS (1972), les galeries s'étendent sur la couche de nacre sans la traverser et provo-

quent une importante altération morphologique de la coquille. Dans leur partie distale, les galeries deviennent perpendiculaires à la surface de la coquille pour permettre l'épanouissement du lophophore à l'extérieur (HARMER, 1917; BRATTSTRÖM, 1943; LÖNÖY, 1954; FORNERIS, 1959; EMIG, 1969b; ARENAS, 1972) en traversant le périostacum sur la face externe de la coquille ou plus rarement en perforant la couche de nacre sur la face interne (HARMER, 1917; BRATTSTRÖM, 1943). Les galeries de *P. ovalis* sont lisses, tapissées d'un tube hyalin formé de plusieurs couches et ne dépassant pas la surface de la coquille.

La longueur des animaux fixés varie de quelques millimètres à 15 mm, la moyenne étant de 4 à 6 mm selon tous les auteurs; le diamètre correspond aussi à celui des perforations à la surface de la coquille, variant de 0,2 à 0,4 mm en général (0,1 à 0,5). Contrairement aux autres espèces de phoronidiens, *P. ovalis* présente la particularité de pouvoir rétracter le lophophore et la région antérieure du corps dans l'ampoule, ce qui permet de supposer que les dimensions indiquées ci-dessus peuvent approximativement correspondre à celles de l'animal vivant. Cette disposition, qui rapproche *P. ovalis* des bryozoaires, et la petite taille de cette espèce expliquent que sa densité puisse être très élevée au cm², le diamètre du tube ne représentant que 1/4 à 1/8 de l'épaisseur de la coquille (HARMER, 1917; BRATTSTRÖM, 1943). La faculté de reproduction asexuée, soit par scissiparité soit par bourgeonnement, est souvent responsable de la forte densité dans une coquille. La densité maximale atteint 150 individus par cm² selon MARCUS (1949) dans un fragment de coquille, 120 pour ARENAS (1972), 47 d'après THEODOR (1964), 11 pour LÖNÖY (1954), 7 pour BRATTSTRÖM (1943), qui n'a pas tenu compte des individus rétractés et qui précise que 12 individus étaient épanouis sur la face interne de la coquille et 53 sur la face externe. Selon ce dernier auteur, les animaux sont plus ou moins nombreux selon les coquilles; LÖNÖY (1954) précise que *P. ovalis* semble préférer des coquilles épaisses. Ainsi, ARENAS (1972) confirme que la densité de *P. ovalis* dépend de la taille des

coquilles : pour des coquilles longues de 7 à 10 cm, le nombre de perforations est de 120 par cm² et pour des coquilles de 5 à 7 cm ce nombre est de 80. Ces perforations, plus nombreuses au centre de la coquille, décroissent vers la périphérie; dans des coquilles de longueur inférieure à 5 cm, les *Phoronis* sont pratiquement absentes. Les chiffres de 150 et 120 individus (MARCUS, 1949; ARENAS, 1972) représentent, à mon avis, des densités extrêmes, car, dans ces cas, les lophophores épanouis occupent toute la surface disponible; en effet, la longueur des tentacules variant de 0,3 à 1,2 mm, la surface d'un lophophore va de 0,3 à 4,5 mm².

La profondeur de récolte de *Phoronis ovalis* s'étend depuis la zone intertidale (niveau des basses-mers) jusqu'à 50 m : zone intertidale MARCUS (1949), FORNERIS (1959), ARENAS (1972); 5-50 m selon les stations LÖNÖY (1954); 18-20 m et 28-30 m BRATTSTRÖM (1943); 30 m HARMER (1917), MEEK (1917); 25-35 m SILEN (1952); 38-46 m BRUCE et al. (1963); 40-50 m THEODOR (1964). Les fonds correspondent généralement à des zones où les eaux sont relativement agitées. Les variations de salinité et de température sont les suivantes : 31-34 ‰ et 4-11° (BRATTSTRÖM, 1943); 23-33 et 5-16° (LÖNÖY, 1954); 25-36 et 17-28° (FORNERIS, 1959).

Sur les coquilles, *Phoronis ovalis* est accompagnée par d'autres animaux perforants, comme l'éponge *Cliona*, de petites polychètes (*Polydora ciliata*, par exemple), des bryozoaires (les perforations de ces animaux ayant des dimensions plus grandes que celles de *P. ovalis*), des épibiontes divers (WRIGHT, 1856; HARMER, 1917; BRATTSTRÖM, 1943; MARCUS, 1949; LÖNÖY, 1954; FORNERIS, 1959). FORNERIS (1959) a découvert dans ce même biotope un autre phoronidien perforant, *Phoronis hippocrepia*. Le fond est généralement un sédiment meuble (sable ou vase) toujours fortement coquillier ou formé de roches et cailloux. La faune de ces fonds correspond généralement à des peuplements coralligène et de fonds détritiques de l'étage circalittoral, parfois à des peuplements infralittoraux superficiels, ceci d'après les indications de BRATTSTRÖM (1943), LÖNÖY (1954), FORNERIS (1959).

II. — *Phoronis hippocrepia* WRIGHT, 1856

Phoronis hippocrepia (1) peut se présenter sous deux formes, l'une perforante, l'autre encroûtante. Sous sa première forme, *P. hippocrepia* perce des roches (WRIGHT, 1856; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; FORNERIS, 1959; EMIG, 1971b) et plus précisément du calcaire (DYSTER, 1859; GILCHRIST, 1907; EMIG, 1967a), de la craie blanche (HARTLAUB, 1904; SELYS-LONGCHAMPS, 1907) ou des grès schisteux (GIARD, 1879). Elle perce également des coquilles vides d'huîtres (SELYS-LONGCHAMPS, 1903; THEEL, 1907; SILEN, 1952; FORNERIS, 1959; EMIG, 1971b), et des valves de *Martesia striata* (FORNERIS, 1959). On la trouve également dans *Caryophyllia smithi*, sans qu'elle entre en contact avec les tissus des coraux d'après HISCOCK et HOWLETT (1973), qui signalent aussi que l'action des foreurs, y compris *P. hippocrepia*, serait une cause importante de la mortalité de ces coraux. *P. hippocrepia* a aussi été récoltée dans des *Lithothamnium polymorphum* (THEEL, 1907; SILEN, 1952).

Les tubes épousent les galeries sinueuses creusées par *Phoronis hippocrepia*; ils dépassent généralement du substrat de quelques millimètres, 1-4 mm (DYSTER, 1859; GIARD, 1879; SELYS-LONGCHAMPS, 1903, 1907; GILCHRIST, 1907; FORNERIS, 1959; EMIG, 1971b), mais parfois ce n'est pas le cas (fig. 2b). GILCHRIST (1907) a observé que des poissons, venant manger les débris sur les roches, enlèvent en même temps la partie supérieure du tube. Dans les galeries, le tube est membraneux, parfois recouvert de vase, de débris de spicules d'éponges. Du fait de cette présence de spicules, GILCHRIST (1907) pense que la *Phoronis* utilise la cavité creusée par une éponge. En réalité, *P. hippocrepia* fore bien ses propres galeries. La partie antérieure du tube qui dépasse du substrat est recouverte de débris divers, fèces, grains de sable, vase; parfois elle est nue.

Sous la forme encroûtante (fig. 2a), *Phoronis hippocrepia* se fixe dans les crevasses des roches

(1) D'après les figures de IACONESCU (1969), l'espèce décrite comme *P. hippocrepia* se rapporte plutôt à *Phoronis psammophila* ou *P. muelleri* (EMIG, 1972 d).



FIG. 1. — Répartition géographique des phoronidiens : substrats durs.

Phoronis ovalis : 4. Pihl (MORTON et MILLER, 1968), 5. Péninsule Otago (SILÉN, 1956); 6. Puget Sound, Archipel San Juan (MARSDEN, 1959), 9. Péninsule de Tumbes (EMIG, 1969 b); 10. Mehuin (ARENAS, 1972); 11. Ile Porchat (MARCUS, 1949; FORNERIS, 1959; EMIG, 1969 b), Plage du Lazaro (EMIG, 1969 b); 12. Ile de Man (BRUCE et al., 1963); 13. Espregend (LONÖY, 1954); 14. Gullmar fiord (SILÉN, 1952, 1955; EMIG, 1969 b, 1970), 15. Ile de Ven, Örevsten (BRATTSTROM, 1943); 16. Helgoland (CORI, 1939), 17. Inchkeith (WRIGHT, 1856) St-Mary's island (HARMER, 1917); St-Andrews (MEEK, 1917); 27. Cap Béar (THEODOR, 1964; EMIG, 1969 d).

Phoronis hippocrepia : 11. Ile Porchat, Cananéia (FORNERIS, 1959); 14. Gullmar fiord (THEEL, 1907; SILÉN, 1952; EMIG, 1970, 1971 b), 16. Helgoland (SELYS-LONGCHAMPS, 1903); 18. Millport (KOLLIKER, 1864); 19. Sherness (GARSTANG, 1891); 20. Plymouth, Falmouth (GARSTANG, 1891); 21. Ilfracombe (WRIGHT, 1856; HISCOCK et HOWLETT, 1973), Tenby (DYSTER, 1859), Swansea (NAYLOR, 1965); 22. Ostende (VAN BENEDEN, 1858); 23. Wimereux (GIARD, 1879, SELYS-LONGCHAMPS, 1907), Tenby (DYSTER, 1859), Swansea (NAYLOR, 1965); 24. Roscoff (CORI, 1932), Ile de Tatihou (HARTLAUB, 1904), 25. Arcachon (EMIG, 1967 a, 1971 b); 28. Etang de Berre (EMIG, 1971 b), Vieux-Port de Marseille (EMIG, 1971 b); LEUNG TACK KIT, 1971), 29. Port de Naples (KOWALEVSKY, 1897; CORI, 1889, 1890, SELYS-LONGCHAMPS, 1907); 31. False bay (GILCHRIST, 1907). La deuxième espèce décrite à Port Jackson (3) par HASHWELL (1893) semble se rapporter à *P. hippocrepia*.

Phoronis yimai : 1. Akkeshi bay (UCHIDA et IWAHA, 1955); 2. Moraíso (OKA, 1897; EMIG, 1971 a), archipel San Juan (ZIMMER, 1964, MARSDEN, 1959; EMIG); 7. San Francisco, Monterey péninsule (MARSDEN, 1959); 8. Corona del Mar (MARSDEN, 1959).

Phoronis australis : 2. Misaki (IKEDA, 1901, 1902); 3. Port Jackson (HASWELL, 1883, 1885, 1891, Dunwich, Sydney (PONDER, 1971), 26. Somone (EMIG et MARCHE-MARCHAND, 1969); 30. Eilat (FISHELSON, 1970, 1971), 32. Inhaca island (McNAE et KALK, 1958, 1962); 33. Tuléar (EMIG, 1971 b, 1973 a; EMIG et al., 1972), 34. Nosy-Bé (EMIG, 1971 b, 1973 a; EMIG et al., 1972), 35. Port-Okha (NAIR et SHAW, 1956); 36. Krusadai island (GRAVELY, 1927; MENON, 1927).

(GARSTANG, 1891), sur des coquilles vides, notamment d'huîtres (VAN BENEDEN, 1858; HASWELL, 1893; SELYS-LONGCHAMPS, 1903; FORNERIS, 1959; EMIG, 1971b), entre diverses algues et animaux fixés: tuniciers, ascidies, tubes de polychètes, algues calcaires (GILCHRIST, 1907; FORNERIS, 1959; NAYLOR,

1965; EMIG, 1970), sur des pilotis et des pieux en bois (KOWALEVSKY, 1867; CORI, 1889; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; EMIG, 1971b).

Les tubes sinueux, membraneux, très résistants, de *Phoronis hippocrepia* sont étroitement enchevêtrés et recouverts de divers débris et détritus mêlés

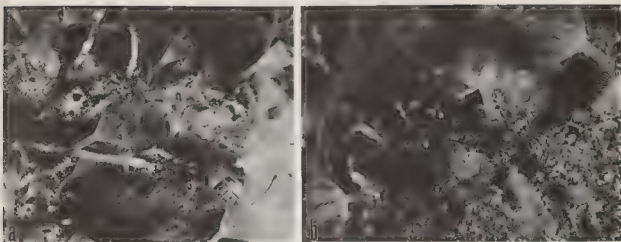


Fig. 2. — *Phoronis hippocrepia*, a) Forme encroûtante, récoltée sur un peu en bois dans l'étang de Berre b) Forme perforante dans un bloc de pierre (Arcachon).

à des grains de sable, de la vase, parfois uniquement de sable (KÖLLIKER, 1864; CORI, 1890; GARSTANG, 1891; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; FORNERIS, 1959). Dans l'entrelacs des tubes sont parfois emprisonnées des ascidies, actinies, polychètes et ophiures (CORI, 1890; SELYS-LONGCHAMPS, 1907).

Les substrats occupés par les formes perforante et encroûtante de *Phoronis hippocrepia* sont similaires. EMIG (1967a) en conclut que c'est l'hydrodynamisme qui conduit la même espèce à être soit perforante soit encroûtante. En effet, les stations dans lesquelles *P. hippocrepia* est perforante sont soumises à des eaux plus ou moins agitées (WRIGHT, 1856; DYSTER, 1859; GIARD, 1879; HARTLAUB, 1904; FORNERIS, 1959; EMIG, 1967a, 1971b; HISCOCK et HOWLETT, 1973); par contre, les localités où vit la forme encroûtante sont situées dans des zones à eaux plus calmes (CORI, 1889, 1890; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; EMIG, 1971b). SELYS-LONGCHAMPS (1907) compare dans le même biotope *P. hippocrepia* à *Polydora ciliata* : il observe que ces deux espèces ne sont pas perforantes à Naples, mais le deviennent dans la Manche, à Wimereux. Ceci est lié à la nature (non perforable) du substrat pour *Polydora* et aussi pour *P. hippocrepia*. Cette dernière explication est infirmée par le fait que les deux formes de *P. hippocrepia* vivent sur, ou dans, des subs-

trats semblables, et parfois dans une même station selon leur situation (FORNERIS, 1959; EMIG, 1971b). Pour FORNERIS (1959), la présence de *Polydora ciliata* favorise indubitablement l'habitat perforant de *P. hippocrepia*; à Cananéia, en l'absence de *Polydora*, cette espèce n'est pas perforante : une colonisation initiale par des polychètes est donc favorable à une occupation ultérieure par des phoronidiens. D'après les observations de SELYS-LONGCHAMPS (1903), *P. hippocrepia* ne perfore que les vieilles coquilles et ne se trouve pas dans des coquilles récentes occupées par des ascidies; dans ce dernier cas, je pense qu'il s'agit en fait d'un problème d'occupation et de compétition entre plusieurs groupes zoologiques. FORNERIS (1959) a aussi constaté que cette espèce fore uniquement la valve plate des huîtres, cette préférence a déjà été signalée pour d'autres épibiontes. Pour ce même auteur, les coquilles servent de « refuge », dans la zone intertidale, à *P. hippocrepia* qui peut résister jusqu'à 3 heures à la dessiccation. Ces observations permettent de supposer qu'en perforant, *P. hippocrepia* se protège non seulement de l'intense action hydrodynamique dans cette zone, mais aussi contre la dessiccation à marée basse en se retirant au fond du tube dans le substrat dur. Par ailleurs, la forme encroûtante n'est jamais signalée dans la zone intertidale. Lorsque le substrat

subit une action violente des vagues, *P. hippocrepia* se cantonne dans les zones abritées : c'est le cas à Arcachon, sur la face abritée des blocs de pierre (EMIG, 1967a). L'hypothèse de CORI (1939), selon laquelle, en Méditerranée (où seule la forme encroûtante était connue), *P. hippocrepia* ne posséderait pas les agents chimiques nécessaires à la dissolution du calcaire, a été infirmée par la découverte dans le Vieux-Port de Marseille de la forme perforante (EMIG, 1971b). Enfin, GILCHRIST (1907) pense que les *Phoronis* ne sont pas perforantes et que la formation de pseudocolonies n'est due qu'à des conditions locales, à cause de l'absence de réaction acide chez ces animaux, opinion qui a été réfutée depuis par la plupart des auteurs.

Pour conclure ce paragraphe, nous dirons que *Phoronis hippocrepia* se présente sous l'une ou l'autre forme (perforante ou encroûtante) selon les conditions écologiques (hydrodynamisme, dessiccation) et peut-être selon la faune accompagnatrice, surtout d'animaux foreurs comme *Polydora* par exemple.

Phoronis hippocrepia est signalée aux profondeurs suivantes : dans la zone intertidale près du niveau des basses-mers (HARTLAUB, 1904; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; FORNERIS, 1959), sous cette zone immédiatement (WRIGHT, 1856, DYSTER, 1859, KÖLLIKER, 1864; GIARD, 1879; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; NAYLOR, 1965; EMIG, 1967 a), 1-8 m (THEEL, 1907; SILEN, 1952; EMIG, 1967 a, 1970, 1971 b; LEUNG TACK KIT, 1971), 5-10 m (HISCOCK et HOWLETT, 1973), 27-55 m (GILCHRIST, 1907), 45-48 m (SELYS-LONGCHAMPS, 1903). Des variations de température et de salinité ont été mentionnées dans diverses localités par FORNERIS (1959) 14-30° et 31-38 ‰; NAYLOR (1965) 8-26° et 27-33; EMIG (1967 a) 30 ‰; EMIG (1970) 2-17° et 20-33; EMIG (1971 b) 1-25° et 10-33 étag de Berre; LEUNG TACK KIT (1971) 9-24° et 32-38 avec variations brutales.

La densité de *Phoronis hippocrepia* est de 17 individus sur 7,5 cm² d'après FORNERIS (1959), soit 22 000 par m², de l'ordre de 20 000 selon EMIG (1971 b), tandis que LEUNG TACK KIT (1971) indique une abondance moyenne de 2 600 animaux par m²

(et 1 700 pour *Polydora ciliata*). Cette faible densité, bien qu'elle ait été établie dans la même station que celle prospectée par EMIG (1971 b), s'explique par le fait que LEUNG TACK KIT effectua son comptage sur des animaux fixés, or les perforants se rétractent au fond du tube sinueux lors de la fixation ce qui conduit inévitablement à des erreurs. Mes comptages ont été réalisés en plongée. D'autres auteurs ne font mention que de la présence de nombreux individus pour les deux formes. SELYS-LONGCHAMPS (1903) a dénombré 30 à 40 animaux par coquille; d'après SILEN (1952) ce nombre est faible, car *P. hippocrepia* est là à la limite de son extension bathymétrique SELYS-LONGCHAMPS (1907) mentionne, comme CORI (1889), depuis une centaine jusqu'à des milliers d'individus (forme encroûtante) s'étendant sur une surface variant de la taille d'une pièce de monnaie jusqu'à celle d'une assiette et l'épaisseur de quelques millimètres à 1-2 cm.

Phoronis hippocrepia présente une reproduction asexuée par scissiparité dont nous discuterons dans le chapitre sur *Phoronis iijimai*.

Phoronis hippocrepia vit entourée d'une faune à tendance sciaphile, référible aux peuplements infralittoraux d'algues photophiles et à leurs divers faciès, notamment dans les ports (DYSTER, 1859; GIARD 1879; THEEL, 1907; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; SILEN, 1952; FORNERIS, 1959; NAYLOR, 1965; EMIG, 1967 a, 1971 b; LEUNG TACK KIT, 1971), parfois dans des enclaves de peuplements circalittoraux à faible profondeur (EMIG, 1967 a), ou à des peuplements des fonds détritiques envasés (SELYS-LONGCHAMPS, 1903; THEEL, 1907). Contrairement à l'opinion émise précédemment par EMIG (1967 a) et LEUNG TACK KIT (1971), *P. hippocrepia* apparaît comme une espèce infralittorale qui recherche souvent une diminution de l'éclairement liée à la turbidité de l'eau ou par la fixation sous des surplombs rocheux.

III. — *Phoronis iijimai* OKA, 1897.

Phoronis iijimai, espèce proche de *Phoronis hippocrepia* (EMIG, 1971 a), présente comme cette dernière

deux formes, encroûtante (la plus fréquente) et perforante. Sous la première forme, *P. ijimai* se fixe sur des roches ou des pierres (PIXELL, 1912; MARSDEN, 1959; EMIG, 1971 a), parfois dans des crevasses ou sous des surplombs (IKEDA, 1901; PIXELL, 1912; MARSDEN, 1959), sur des môles dans les ports et des vieux pilotis (MARSDEN, 1959), sur des fonds meubles, généralement du sable ou du sable vaseux (UCHIDA et IWATA, 1955; MARSDEN, 1959), sur un tronc d'arbre (MARSDEN, 1959). *P. ijimai* n'est signalée qu'une fois sous forme perforante dans des roches calcaires exposées à l'action des vagues (MARSDEN, 1959). Récemment, le Professeur DELAMARE-DEBOU-TEVILLE a récolté à mon intention *P. ijimai* dans l'archipel de San Juan (fig. 3) aux stations suivantes : — Turn Island : sur un fond meuble sablo-vaseux; — Garrison Bay : sur un fond rocheux où l'eau turbide est renouvelée par la marée; — Jackles' Lagoon: dans un vieux tronc d'arbre, sous forme perforante, bien que la *Phoronis* utilise là partiellement les nombreuses crevasses et galeries naturelles du tronc. Ces deux dernières stations ont déjà été prospectées par MARSDEN (1959) et ZIMMER (1964).



FIG. 3 — *Phoronis australis* en association avec *Cerianthus maura*; de très nombreux individus (environ une centaine) sont présents dans le tube du Céranthe (photographie prise en plongée par P. LANOUTE, à Nosy-Bé).

Les tubes de *Phoronis ijimai* sont sinueux, membraneux, intimement entrelacés. Ils sont généralement recouverts de vase, des fèces de l'animal, parfois avec des grains de sable, des fragments de coquilles (OKA, 1897; PIXELL, 1912; UCHIDA et IWATA, 1955; EMIG, 1971 a). *P. ijimai* forme des masses encroûtantes compactes allant depuis une couche très fine jusqu'à une épaisseur de quelques centimètres, emprisonnant parfois mollusques, ascidies ou autres animaux (OKA, 1897; IKEDA, 1901; PIXELL, 1912; MARSDEN, 1959). Récoltées sur substrats meubles, ces masses y sont disposées horizontalement. *P. ijimai* n'est signalée que dans des localités à hydrodynamisme faible à modéré. Seule MARSDEN (1959) observe sa présence clairsemée dans des crevasses dans une zone à déferlement et la forme perforante dans une station exposée à l'action des vagues. La présence sous forme perforante et encroûtante de *P. ijimai* appelle les mêmes remarques que pour *Phoronis hippocrepia* et corrobore nos conclusions sur cette dernière espèce, celles-ci s'appliquant aussi à *P. ijimai* (EMIG, 1971 b).

Phoronis ijimai a été récoltée dans la zone intertidale près et sous le niveau des basses-mers et par dragage à 8 m de profondeur (MARSDEN, 1959; OKA, 1897).

Seul OKA (1897) mentionne une densité de *P. ijimai* : 10-15 individus dans 10 cm² (soit 10 000 à 15 000 par m²). Pour IKEDA (1901), *P. ijimai* est une espèce à génération annuelle, le maintien des masses se faisant surtout par implantation de larves dans l'entrelacs de tubes, et parfois par reproduction asexuée. Chez *Phoronis hippocrepia*, CERFONTAINE (1903) et SELYS-LONGCHAMPS (1907) pensent que le maintien des masses ne se fait pas par fixation de larves en leur sein, mais par reproduction asexuée (« régénération reproductrice » selon SELYS-LONGCHAMPS, 1907) surtout active en hiver. Ce dernier auteur estime que les générations de *P. hippocrepia* ont une durée largement supérieure à une année.

D'après nos connaissances actuelles sur l'écologie de *P. ijimai*, nous constatons que cette espèce possède une localisation semblable à celle de *P. hippocrepia* : choix du substrat, extension bathymétrique,

présence en eaux turbides et dans les ports, fixation sous des surplombs. Bien qu'aucun auteur ne donne la liste faunistique, *P. ijimai* semble avoir une position biocénétique comparable à celle de *P. hippocrepi*. Il convient de remarquer que *P. ijimai* occupe dans l'Océan Pacifique des biotopes où l'on s'attend à découvrir *P. hippocrepi*. Aussi, ces deux espèces étant très proches, n'est-il pas impossible que l'une remplace l'autre selon la localisation géographique (fig. 3).

IV. — *Phoronis australis* HASWELL, 1883.

Phoronis australis n'a été localisé que dans des tubes de cérianthes, généralement *Cerianthus* (HASWELL, 1885, 1893; IKEDA, 1902; MENON, 1927; NAIR et SHAW, 1956; McNAE et KALK, 1958; FISHELSON, 1970; PONDER, 1971), le nom d'espèce n'est mentionné que par EMIG et al. (1972) : *Cerianthus maua*. Cette association a fait récemment l'objet d'une étude approfondie (EMIG et al., 1972) dont nous ne rappellerons que les principaux résultats, sans reprendre la discussion sur les observations des divers auteurs.

Phoronis australis utilise le tube du cérianthe comme un « substrat » probablement de prédilection, puisque cette espèce n'a pas été découverte ailleurs. Ce « substrat » est considéré comme un substrat dur que perfore la *Phoronis*. Présentant son lophophore dans la partie supérieure externe du tube de cérianthe (fig. 3, 4), le corps de *P. australis* est logé dans l'épaisseur de la paroi du tube de cérianthe, paroi à laquelle est accolé son propre tube. Celui-ci peut dépasser de son substrat (fig. 3), comme on l'observe chez *Phoronis hippocrepi*. La position de *P. australis* dans le tube du cérianthe est représentée fig. 4. Il faut surtout remarquer que l'ampoule, région proximale du corps et organe d'ancrage, est située dans la zone la plus consistante (zone 4) du tube du cérianthe, ce qui lui permet d'y prendre appui pour un retrait rapide.

Le nombre d'individus par cérianthe varie, de quelques individus (jusqu'à 9; PONDER, 1971), 20-30 (HASWELL, 1893) jusqu'à une centaine, fig. 3 (EMIG

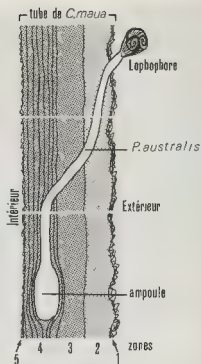


FIG. 4. — *Phoronis australis* : schéma de sa position dans la paroi du tube de *Cerianthus maua*. Les proportions des différentes zones n'ont pas été respectées; le tube de la *Phoronis* n'est pas représenté (d'après EMIG et al., 1972).

et al., 1972). L'extension bathymétrique de *P. australis* varie depuis les atterrissements infralittoraux légèrement sous le niveau des basses-mers (IKEDA, 1902; GRAVELY, 1927; MENON, 1927; NAIR et SHAW, 1956; McNAE et KALK, 1958, 1962; EMIG et MARCHE-MARCHAD, 1969; FISHELSON, 1970, 1971; PONDER, 1971) jusqu'à 30 m (HASWELL, 1883, 1885, 1893; EMIG et al., 1972).

P. australis est associée aux cérianthes dans des zones où les effets hydrodynamiques sont modérés. Si ceux-ci sont trop intenses à faible profondeur, ces espèces se rencontrent dans des niveaux plus profonds qui, à Madagascar, sont généralement parcourus par des vifs courants. En mode moins battu, *P. australis* et cérianthe vivent dans des niveaux superficiels. La localisation de *Cerianthus maua* dans le complexe récifal de Madagascar a fait l'objet d'une étude détaillée par EMIG et al. (1972). En général, les

cériantes, fuyant les zones d'intense hydrodynamisme, sont enfoncés dans des sédiments colmatés par une importante fraction vaseuse (IKEDA, 1902; GRAVELLY, 1927; MENON, 1927; NAIR et SHAW, 1956; FISHELSON, 1970; EMIG et MARCHE-MARCHAD, 1969; HASWELL, 1883, 1893), parfois colonisés par des herbiers de phanérogames (McNAB et KALK, 1958, 1962; EMIG et al., 1972), et parcourus par de faibles courants riches en matériel en suspension.

EMIG et al. (1972) ont défini l'association de *P. australis*-cériante comme un inquilinisme basé sur trois relations : le substrat (tube du cériante), l'alimentation (les deux animaux sont des suspension-feeders), la protection (la contraction du cériante dans le tube provoque un ébranlement qui induirait le retrait de la *Phoronis* dans son tube).

V. — *Phoronis psammophila* CORI, 1889.

Phoronis psammophila est enfoncée dans des sédiments meubles allant des vases aux sables coquilliers : sédiments vaseux et vaso-sableux (CORI, 1889, 1890; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; MARSDEN, 1959; REISH, 1959; GLEMAREC, 1964; TRUE-SCHLENZ, 1965; EMIG, 1966, 1973 a; FEBVRE, 1968; DE GAILLANDE, 1968; LE GALL, 1969; sable vaseux (ANDREWS, 1890; BALASUBRAHMANYAN, 1959), sable généralement fin, bien calibré et homogène (BROOKS et COWLES, 1905; LONG, 1960; PICARD, 1965; EMIG, 1966, 1968, 1969 a, 1971 b, 1973 a; MASSE, 1970, 1971 b, 1972 a, b), sable coquillier (CORI, 1889, 1890; ROULE, 1889; OLLIVIER, 1969; EMIG, 1971 b; MASSE, 1971 a) ou un sable avec une fraction grossière (EMIG, 1969 a, 1971 b; mais dans ces deux derniers cas les interstices sont colmatés par un sable fin. *P. psammophila* est aussi localisé dans des mattes mortes de posidonies, (EMIG, 1969 a), dans des herbiers à *Zostera* ou à *Cymodocea* (TRUE-SCHLENZ, 1965; DE GAILLANDE, 1968; FEBVRE, 1968; OLLIVIER, 1969; LE GALL, 1969, MASSE, 1970), dans des massifs de *Mercierella enigmatica* (EUZET et POUJOL, 1963), dans des massifs d'hermelles, *Sabellaria alveolata*, où *P. psammophila* est située dans des interstices sur la bordure abritée

de ces récifs « vivants » (EMIG, 1971 b; GRUET, 1972).

Le tube chitineux, rectiligne et isolé de *Phoronis psammophila* a une position verticale; mais, dès que le sédiment se charge d'une fraction grossière (graviers, coquilles) ou que l'animal vit dans des mattes d'herbiers, le tube devient sinueux, car les *Phoronis* doivent contourner des obstacles en s'enfonçant. Quand la fraction grossière est très importante, les animaux ne pouvant plus l'éviter, l'utilisent dans la composition du tube. ROULE (1889) décrit les animaux fixés sur des valves libres de *Tapes* très nombreuses dans ce fond et EMIG (1969 a) note la présence de graviers sur le tube et souvent 2 à 3 individus fixés sur un même caillou ou coquille. D'après CORI (1890), les tubes de *P. psammophila* sont entrelacés horizontalement dans le sédiment, formant un « Rasen » dont l'épaisseur peut atteindre 5-8 cm. Cette description erronée a été dénoncée par SELYS-LONGCHAMPS (1907), puis EMIG (1969 a, 1971 b). Le tube de *P. psammophila* est recouvert de grains de sable, parfois de débris divers (petits graviers, fragment de coquilles), en une ou deux couches. Ces grains ont des dimensions variables selon la granulométrie du sédiment dans chaque biotope. Contrairement à l'opinion d'ANDREWS (1890), il ne semble pas qu'il y ait choix des grains (BROOKS et COWLES, 1905). Pour SELYS-LONGCHAMPS (1907), le tube est composé de « particules que le hasard a mises en contact » avec lui et qui varient selon les animaux et les endroits, description que j'accrédite. Néanmoins, on observe que, dans des vases sableuses, le tube de *P. psammophila* est toujours composé de grains de sable et ce n'est que dans la vase pure que le tube est formé de vase, ce qui laisse donc supposer la possibilité d'un certain tri lorsque la fraction sableuse est faible. Fréquemment, la partie antérieure du tube est moins rigide que le reste du tube ou même absente sur 3-5 cm sous la surface du sédiment (BROOKS et COWLES, 1905; EMIG, 1968) : ceci est imputable à l'hydrodynamisme qui perturbe le sédiment sur cette épaisseur et la *Phoronis* doit, chaque fois, reconstruire la partie antérieure de son tube (EMIG, 1968, 1969 a).



FIG. 5. — Répartition géographique des phoronidiens : substrats meubles

Phoronis psammophila : 3. Defiance Point (MARSDEN, 1959), 5. Los Angeles (MARSDEN, 1959; REISH, 1959); 7. Alligator harbor (LONG, 1960; NAQVI, 1968; EMIG, 1971 b, 1972 c); 8. Beaufort N.C. (ANDREWS, 1890; BROOKS et COWLES, 1905); 10. Açores (EMIG, 1972 c); 13. Baie de Helgoland (EMIG, 1973 b); 16. Dinard (EMIG, 1969 a, 1971 b, OLLIVIER, 1969); 17. Golfe du Morbihan (GLEMAREC, 1964; EMIG, 1968); Baie de Bourgneuf (EMIG, 1971 b; GRUET, 1972); Concarneau (EMIG, 1969 a); 19. Grand Bassam (EMIG, 1973 a); 20. Etang de Thau (ROULE, 1889; SELYS-LONGCHAMPS, 1907; EUZET et POUJOL, 1963; EMIG, 1969 a, 1971 b); Farman (MASSE, 1972 b); Etang de Berre (EMIG, 1966, 1968; FLEVRE, 1968; MASSE, 1971 a); Golfe de Fos (EMIG, 1969 a); Anse de Verdon (EMIG, 1969 a); MASSE, 1972 a); Golfe de Marseille (PICARD, 1965; MASSE, 1963, 1971 b; EMIG, 1966, 1969 a, 1971 b; REYS, 1972); Calanque de Port-Miou (EMIG, 1968; DE GAILLANDE, 1968); Baie des Lecques (EMIG, 1966); Baie de Bandol (EMIG, 1966, 1969 a; MASSE, 1970); Baie du Truc-Schlenz (TRUE-SCHLENZ, 1965; EMIG, 1968); 21. Baie de Castiglione (EMIG, 1968; LE GALL, 1969); 23. Naples. Lacs de Lucrin et Fusaro (SELYS-LONGCHAMPS, 1907); 24. Messine (CORI, 1889, 1890; SELYS-LONGCHAMPS, 1907); 29. Nosy-Mitsio (EMIG, 1973 a); 30. Porto-Novo (BALASUBRAHMANYAN, 1959, 1960).

Phoronis muelleri : 1. Détroit de Tartare, golfes de Patience et d'Aniva (MAMKAEV, 1962); 8. Sapelo island (DÖRJES, 1972); 9. Baie de Gaspé (BRUNEL, 1970; EMIG, 1973 b); 10. Açores (EMIG, 1972 c); 11. Gullmar fiord (GUSTAFSON, 1936; SILEN, 1952; EMIG, 1970, 1971 b, 1973 b; ROSENBERG, 1972); 12. Ile de Ven (BRATTSTRÖM, 1943); 13. Baie de Helgoland (SELYS-LONGCHAMPS, 1903; ZIEGELMEIER, 1970; DÖRJES et al., 1970; EMIG, 1973 b); 14. Lochs écossais (GAGE, 1972 a, b; EMIG, 1973 b); 15. Ile de Man (JUDGES, 1953; JONES, 1956; BRUCE et al., 1963); 18. Ile d'Oleron (EMIG, 1971 b; LAGRÈRE, 1971); 22. Golfe de Gaeta (DÖRJES, 1971; EMIG, 1973 b); 25. Canal de Leme (STEUR, 1933; VATOVA, 1934, 1935, 1943; GAMULIN-BRIDA et al., 1968); 26. Abudkir (STEUR, 1936); 28. Tuléar (PICHON, 1967; EMIG, 1970, 1973 b); 29. Nosy-Mitsio, Baie d'Ambaro (EMIG, 1970, 1973 a, 1973 b).

Phoronis pallida : 4. Point Richmond (MARSDEN, 1959; JONES, 1961); 5. Los Angeles (MARSDEN, 1959; REISH, 1959); 11. Gullmar fiord (SILEN, 1952; EMIG, 1969, 1970, 1971 b).

Phoronopsis albobaculata : 19. Grand Bassam (EMIG, 1973 a); 27. False bay (GILCHRIST, 1907); 28. Tuléar (EMIG et THOMASSIN, 1969; EMIG, 1973 a; THOMASSIN, 1973); 29. Nosy-Mitsio, Nosy-Komba (EMIG, 1973 a).

Phoronopsis harmeri : 1. Détroit de Tartare, Golfes d'Aniva et de Pauence (MAMKAEV, 1962); 3. Vancouver island (PIXELL, 1912; MARSDEN, 1959); archipel San Juan (MARSDEN, 1959; ZIMMER, 1964); Puget Sound (TORREY, 1901; MARSDEN, 1959; ZIMMER, 1964); 4. Bolinas lagoon, Bodega bay (MARSDEN, 1959); Moro bay (HILTON, 1930 a, b; MARSDEN, 1959); Tomales bay (EMIG, 1967 b, 1971 b; JOHNSON, 1967, 1970; ERICKSON et al., 1968; ADAMS et al., 1968; KRAUSE, 1968); Humboldt bay (TORREY, 1901); Monterey bay (HILTON, 1930 a; MCGINITIE, 1935; MCGINITIE et MCGINITIE, 1949; MARSDEN, 1959); 5. Los Angeles (MARSDEN, 1959; REISH, 1959); 6. Iles de Cook (récolte GIBBS; détermination EMIG); 10. Açores (EMIG, 1972 c).

Phoronopsis californica : 5. Bolinas bay (HILTON, 1930 b), Californie du Sud (MCGINITIE et MCGINITIE, 1949); 29. Nosy-Komba (EMIG et PLANTE, 1969; EMIG, 1973 a).

Phoronis busku : 2. Philippines (McINTOSH, 1881, 1888).

Phoronis bhadurii : 31. Digha (GANGULY et MAJUMDAR, 1967).

Dans les localités à mode calme ou peu agité, les tubes ne présentent pas cette disposition. BROOKS et COWLES (1905) pensent que la perturbation du sédiment est liée à la présence de *Callinectes*. Les milliers de tubes de *P. psammophila*, ajoutés à ceux d'*Owenia fusiformis* dans le cas de la plage du Prado (Marseille), constituent une véritable « forêt » qui joue un rôle important dans la stabilisation de la couche sédimentaire superficielle (EMIG, 1966; MASSE, 1971 b). La longueur des tubes varie de 60 à 190 mm; ils sont courts dans des sédiments à fraction grossière, ce qui s'explique par la difficulté de pénétration.

Phoronis psammophila vit dans la zone intertidale (BROOKS et COWLES, 1905; LONG, 1960; NAQVI, 1968, EMIG, 1969 a; GRUET, 1972), dans la zone infralittorale supérieure non exondale (GLEMAREC, 1964), 1-2 m (CORI, 1889), 1-3,50 m (OLLIVIER, 1969), 1 m (ROULE, 1889), 3-4 m (BALASUBRAHMANYAN, 1959), 1-20 m (EMIG, 1966, 1968, 1969 a, 1971 b, 1972 c, 1973 a, b), 5-11 m (MASSI, 1970, 1971 a, b, 1972 a, b), 8-12 m (MARSDEN, 1959; REISH, 1959). Les variations de température et de salinité subies par *P. psammophila* sont : 18-31 ‰ (BALASUBRAHMANYAN, 1959, 1960), 28-34 ‰ (GRUET, 1972), 11-26° et 35-38 ‰ (EMIG, 1966, 1971 b; MASSE, 1970, 1971 b, 1972 a, b), 18-21° et 33 ‰ (GLEMAREC, 1964) 0-20° et 30 (DÖRJE et al., 1970), 8-20° et 33-35 avec des chutes brutales à 23 ‰ (EMIG, 1968; OLLIVIER, 1969), 0-28° et 10-31 dans l'étang de Berre (EMIG, 1966, 1971 b; MASSE, 1971 a), 20-30° et 30-35 à Nosy Mitsio, et 19-29° et 34-36 au Grand Bassam (EMIG, 1973 a).

L'hydrodynamisme apparaît comme un facteur limitant de l'extension de *Phoronis psammophila* dans les faibles profondeurs. La répartition bathymétrique de cette espèce est directement commandée par l'exposition à la côte : dans les modes calmes, *P. psammophila* est présente à partir des plus hauts niveaux (zone intertidale; vers 1 m en mer Méditerranée : Tableau I), tandis que dans des modes agités ou fréquemment agités elle n'apparaît que vers 4 m (profondeur vers laquelle l'action hydrodynamique diminue). *P. psammophila* supporte facilement une

agitation forte des eaux (EMIG, 1966) et vit dans des biotopes soumis à des courants de fond, qui assurent l'apport de particules alimentaires (EMIG et BECHERINI, 1970). La pauvreté des eaux en ces particules limite probablement l'extension de *P. psammophila*; c'est le cas à Bandol d'après MASSE (1970). Selon cet auteur (1971 b), il semble que, dans la plage du Prado, un compromis « idéal » entre le degré d'agitation de l'eau et la quantité de matériel nutritif en suspension explique la forte densité de *P. psammophila*.

La densité de *Phoronis psammophila* est portée sur sur le Tableau I. Les résultats de ce tableau montrent l'influence de l'hydrodynamisme sur la répartition et la densité de cette espèce, surtout dans les hauts niveaux. La densité maximale se situe entre 5 et 6 m où elle correspond généralement à celle de la macrofaune (MASSE, 1972 c). Elle décroît ensuite et ce n'est qu'exceptionnellement que l'on récolte *P. psammophila* vers 15-20 m de profondeur (EMIG, 1966, 1973 a). La plus forte densité existe dans les sédiments sableux; elle est moindre dans les fonds vaseux et devient très faible dans les herbiers, quelque soit le sédiment : on peut considérer *P. psammophila* comme une sabulicole très tolérante. Mais cette qualification n'est donnée qu'à titre indicatif, car il convient de ne donner au facteur granulométrique et au type de fond qu'une importance relative, la répartition de cette espèce étant liée à des facteurs plus importants, comme les interrelations des espèces, l'hydrodynamisme. En effet, la présence de filtreurs ou de suspensivores provoque, par leur incidence sur l'alimentation et les larves, une diminution de la densité des phoronidiens : c'est le cas à Dinard où les « suspension feeders » représentent 60-80 ‰ du peuplement (OLLIVIER, 1969), dans l'étang de Berre où la mortalité des pélecypodes à cause de la chute de la salinité (mise en service d'une usine hydroélectrique) a conduit à une très forte augmentation de la densité de *P. psammophila* (EMIG, 1968). Dans certaines localités, cette espèce représente un pourcentage élevé du nombre d'individus de la macrofaune (35 ‰ : BALASUBRAHMANYAN, 1960; 50-60 ‰ : MASSE, 1971 b; 75 ‰ d'après nos résultats).

TABLEAU I
Densité de *Phoronis psammophila*

Densité par m ²	Sédiment	Profondeur en m	Localités	Auteurs
1 en moyenne	sable	zone intertidale	Alligator harbor	LONG, 1960
(200-300 pour 5-8 m ²)	sable	zone intertidale	Beaufort, N. C.	BROOKS et COWLES, 1905
24	sable vaseux	1,8	Porto-Novo	BALASUBRAHMANYAN, 1960
0-40	sable	1,5	Etang de Berre	MASSE, 1971a
1040-2560	"	3,5		" "
3000-4000	"	3,5		EMIG, 1968
500 en moyenne (jusqu'à 2000)	vase	4-10		" "
600 en moyenne	vase sableuse	1-4	Calanque de Port-Miou	EMIG, 1968
très rare 6-8	sable	5	Anse de Verdon	MASSE, 1972a
	"	9		
très rare 0-6	sable	5	Faraman (Camargue)	MASSE, 1972b
2-64	"	6		
	"	7		
129 en moyenne (jusqu'à 807)	sable	5	Baie de Bandol	MASSE, 1970
25	"	8		
8	"	11		
4905 en moyenne (jusqu'à 15 504)	sable	5	Plage du Prado	MASSE, 1971b
4805 en moyenne (jusqu'à 8 992)	"	5		" "
15 000 en moyenne (12 000-17 000)	"	5		EMIG et LIENHART, 1968
1-11	sable vaseux	6-20	Nosy-Mitsio (voir tableau II)	

Distribution.

D'après une étude récente de REYS (1972) sur la microdistribution d'espèces benthiques, *Phoronis psammophila* présente une répartition en petits aggrégats. Les résultats obtenus sur cette espèce datent d'une dizaine d'années (prélèvements effectués à la plage du Prado, Marseille) et, depuis, le nombre de *Phoronis* a fortement augmenté (EMIG, 1966; EMIG et LIENHART, 1968; MASSE, 1971 b); aussi,

bien que ces résultats ne correspondent plus à la situation actuelle, ils appellent néanmoins un certain nombre de remarques.

Par comparaison avec le problème posé aux formes sessiles par l'occupation des substrats durs, il faut introduire pour les phoronidiens (cf. *Phoronis ovalis*) la notion d'occupation de la surface du sédiment: *P. psammophila* possède un lophophore dont la longueur varie de 2 à 3 mm, d'où un surface de 1/6

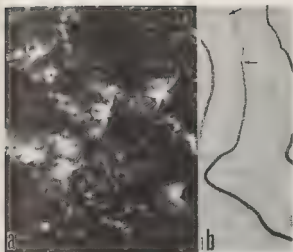


FIG. 6. — a) *Phoronis psammophila*, enfoncées verticalement dans un sable fin. b) Tube de *Phoronis muelleri*, récoltée dans le Gullmar Fiord; les flèches indiquent la partie antérieure non incrustée de sable.

à 1/3 de cm^2 quand le lophophore est disposé naturellement (fig. 6 a). Ayant montré que la densité moyenne de population est d'environ 15 000 individus par m^2 (EMIG et LIENHART, 1968), on en déduit que les phoronidiens occupent ainsi plus de la moitié de la surface du sédiment. Etant des suspension-feeders (impingement feeders), il faut tenir compte d'un espace minimum normal entre les individus et on constate ainsi qu'il ne reste que peu de place disponible. Ces observations ont été confirmées par des plongées effectuées depuis plus de 9 ans à la plage du Prado. Il en résulte que *P. psammophila* présente une répartition que l'on peut maintenant qualifier d'« uniforme », s'étendant sur des hectares (faciès à *P. psammophila*: EMIG, 1966).

La microdistribution de *P. psammophila* permet évidemment de démontrer que la distance séparant des individus voisins est inégale (EMIG, 1966). Quand le nombre d'individus est plus faible par m^2 , l'éthologie des phoronidiens conditionne leur disposition en agrégats, comme à la plage de Bandol par exemple; c'est la reproduction asexuée qui joue le rôle principal, car elle permet, à partir d'un individu, d'en obtenir d'autres qui s'installent à proximité (EMIG,

1972 a), d'où formation d'agrégats dont la convergence graduelle peut conduire à des peuplements uniformes si les conditions ambiantes sont favorables; ceci s'ajoute évidemment à l'accroissement par l'installation de larves. Les interrelations avec d'autres invertébrés peuvent également conduire à une distribution en agrégats non liée aux phoronidiens eux-mêmes: c'est par exemple le cas des moules, filtreurs très actifs, qui empêchent l'implantation dans leur voisinage (EMIG, 1966).

L'étude de la biologie d'une espèce, en l'occurrence *P. psammophila*, peut ainsi conduire, par des observations *in situ*, aux mêmes résultats que des formules mathématiques complexes, avec le net avantage de pouvoir les expliquer et les nuancer. Aussi, l'interprétation de résultats mathématiques et d'analyses statistiques est-elle, à mon avis, dangereuse en l'absence de toute connaissance fondamentale de la biologie d'une espèce et peut conduire à des conclusions totalement erronées.

Biomasse et production.

Les nombreuses observations réalisées en plongée et en aquarium d'une part, la récente étude sur la régénération et la reproduction asexuée de *Phoronis psammophila* (EMIG, 1972 a, b) d'autre part, ont mis en évidence l'importance des phoronidiens dans certains biotopes et leur rôle primordial dans la chaîne alimentaire.

L'autotomie du lophophore, probablement cyclique, et l'amputation de la région antérieure par prédation (CORI, 1890; MASSE, 1963; EMIG, 1972 b) représentent, par suite d'une régénération très rapide, une disponibilité importante de nourriture qu'il serait erroné de considérer comme négligeable. Il s'y ajoute la reproduction asexuée, qui apporte non seulement un remplacement rapide, mais encore un accroissement important du nombre d'individus.

À la plage du Prado (Marseille), nous avons évalué la biomasse des phoronidiens par m^2 en estimant la moyenne des individus sur cette surface à environ 15 000 (EMIG et LIENHART, 1968; EMIG, 1971 b): poids humide: 45 g par m^2 pour 15 000

individus; poids sec : 15 g. Ces résultats ont été obtenus avec des animaux entiers, sans tube. Le lophophore et la région antérieure n'en représentent qu'une faible proportion, que nous avons estimée de l'ordre de 1/15 à 1/20 du poids total, soit environ 3 g en poids humide et 1 g en poids sec par m². Compte tenu du renouvellement rapide du lophophore, les phoronidiens montrent la possibilité d'une forte production.

En consultant les travaux de MASSÉ (1971 b) réalisés dans la même station, nous constatons que, si effectivement *P. psammophila* est au premier rang pour l'importance du nombre d'individus, leur biomasse, en 1968, n'est que de l'ordre de 1,5 à 3 g selon les stations; cet auteur indique pour une récolte de 15 504 individus un poids de 5,74 g. Nos résultats, obtenus au cours de la même année 1968, sont donc 3 à 10 fois supérieur, et sans faire intervenir la production. D'autres exemples d'intervention semblable d'invertébrés dans la biomasse ont été cités, notamment par HOLME et MCINTYRE (1971), TREVALLION (1971).

Position biocénotique.

Phoronis psammophila a été classée par PICARD (1965) comme une espèce caractéristique exclusive de la biocénose des Sables fins bien calibrés, alors que *Phoronis sabatieri* (synonyme de l'espèce précédente, EMIG, 1968) était considérée par GLEMAREC (1964), FEBVRE (1968), DE GAILLANDE (1968), LE GALL (1969), comme une caractéristique exclusive de la biocénose des Sables vaseux de mode calme : cette présence simultanée dans deux biocénoses suppose le caractère d'exclusive (EMIG, 1968).

Dans le golfe du Morbihan (GLEMAREC, 1964), *P. psammophila* vit dans le faciès à *Nucula turgida*-*Melinna palmata*, appartenant à la communauté à *Abra alba* (*Corbula gibba*-*Tapes aureus*). Ce fond correspond à un faciès d'envasement des sables terriènes infralittoraux.

Dans la baie du Brusc (TRUE-SCHLENZ, 1965), *P. psammophila* est considérée comme une espèce

accidentelle de l'herbier à *Cymodocea nodosa*, appartenant à la biocénose des Sables vaseux de mode calme.

Dans les fonds vaseux et sablo-vaseux de l'Étang de Berre, le peuplement appartient d'après FEBVRE (1968) à la biocénose des Sables vaseux de mode calme, faciès à *Corbula gibba* : il est référentiel au faciès à *Tapes aureus* (communauté à *Abra alba*) décrit par GLEMAREC (1964) qui signale *P. psammophila* dans un faciès voisin de cette communauté. D'après FEBVRE (1968), *P. psammophila* représente une caractéristique exclusive de ce peuplement, mais cet auteur ne signale pas cette espèce dans les sables fins de la plage du Jaï, où *P. psammophila* connaît sa plus forte densité dans l'étang de Berre (tableau I). Ces sables sont occupés, selon FEBVRE (1968) par la biocénose des Sables fins de hauts niveaux sans établissement de la biocénose des Sables fins bien calibrés entre la première et la biocénose des Sables vaseux de mode calme. Pour MASSÉ (1971 a), ce biotope représente un aspect particulier des Sables de hauts niveaux et le peuplement proche des faciès sableux à *Cardium* des peuplements superficiels à *Macoma*. D'après nos observations (EMIG, 1968), il existe entre 2 et 4 m une zone de Sables fins bien calibrés, non individualisés à l'état pur, avec inter-pénétration des deux autres peuplements en présence.

Dans la calanque de Port-Miou, *P. psammophila* est considérée par DE GAILLANDE (1968) comme une espèce exclusive de la biocénose des Sables vaseux de mode calme : elle est abondante dans les sédiments sablo-vaseux (EMIG, 1968), peu abondante dans les vases à *Cymodocea*-*Zostères* et rare dans le « faux maërl ».

A Dinard, OLLIVIER (1969) récolte *P. psammophila*, considérée comme une caractéristique accompagnatrice, dans des sables fins à *Sabella pavonina* et dans l'herbier à *Zostera marina*, ces deux biotopes étant des faciès des sables vaseux infralittoraux, proche du faciès où GLEMAREC (1964) signale *P. psammophila*.

Dans la baie de Castiglione (LE GALL, 1969), *P. psammophila* a été mentionnée dans un herbier

à *Zostera nana* (biocénose des Sables vaseux de mode calme).

Les peuplements où cette espèce est présente dans diverses localités du golfe de Marseille appartiennent à la biocénose des Sables fins bien calibrés et correspondent fondamentalement à la communauté à *Venus gallina* (PICARD, 1965; MASSÉ, 1972 d). D'après ce dernier auteur (1972 c), les milieux eutrophes sont favorables aux espèces se nourrissant de particules en suspension : c'est en effet dans ces milieux que *P. psammophila* a la plus forte densité, alors que celle-ci est très faible dans les milieux oligotrophes (Verdon, Bandoi : Tableau I).

L'étude des exemplaires récoltés dans la baie de Helgoland (DÖRJES et al., 1970) a permis de découvrir un individu de *P. psammophila* parmi les nombreuses *Phoronis muelleri* (EMIG, 1973 b); la première espèce est probablement en accidentelle dans ce biotope (*Echiurus echiurus*-cénose) et doit provenir des sables fins voisins occupés par un faciès à *Magelone papillicornis* de la biocénose à *Macoma baltica*.

A Nosy Mitsio, Madagascar (EMIG, 1973 a), *P. psammophila* est entourée d'une faune présentant une certaine similitude avec la biocénose des Sables fins bien calibrés. Dans cette localité, elle est accompagnée par deux autres espèces de phoronidiens; elle est abondante dans des sables fins avec une faible fraction fine (tableau II).

En conclusion, *P. psammophila* apparaît comme une espèce localisée dans le groupe des communautés des sables infralittoraux superficiels, pouvant présenter des faciès d'envasement. Elle vit en abondance dans des faciès de la biocénose des Sables fins bien calibrés, les communautés à *Venus*, celles à *Albra alba*, la biocénose des Sables vaseux de mode calme.

Phoronis psammophila a été récoltée dans diverses stations avec d'autres espèces de phoronidiens : *Phoronis muelleri* Açores (EMIG, 1972 c), baie de Helgoland (EMIG, 1973 b), Nosy Mitsio (EMIG, 1973a); *Phoronis pallida* Los Angeles et Long Beach Harbors (REISH, 1959); *Phoronopsis albomaculata* Nosy Mitsio (EMIG, 1973 a); *Phoronopsis harmeri*

Los Angeles Harbor (REISH, 1959), Açores (EMIG, 1972 c).

VI. — *Phoronis muelleri* SELYS-LONGCHAMPS, 1903

Phoronis muelleri vit essentiellement dans des sédiments vaseux : vase contenant toujours une fraction sableuse et parfois des débris coquilliers (SELYS-LONGCHAMPS, 1903; STEUER, 1933, 1936; VATOVA, 1935; GAMULIN-BRIDA et al., 1968; EMIG, 1970, 1971 b; LAGARDÈRE, 1971; GAGE, 1972 a, b; DÖRJES, 1972 (1)), vase sableuse (SILEN, 1952; BRUCE et al., 1963; EMIG, 1970, 1971 b, 1973 a; LAGARDÈRE, 1971), sable vaseux (GUSTAFSON, 1936; SILEN, 1952; JUDGES, 1953; JONES, 1956; MAMKAEV, 1962; PICHON, 1967; EMIG, 1970, 1973 a; DÖRJES et al., 1970; ZIELGELMEIER, 1970; DÖRJES, 1971; GAGE, 1972 a,b). Elle est récoltée plus rarement dans des sables (MAMKAEV, 1962; BRUNEL, 1970; EMIG, 1971 b, 1972 c, 1973 a, b; LAGARDÈRE, 1971) et même d'après MAMKAEV (1962) dans des sables avec graviers et galets.

Les tubes de *Phoronis muelleri* sont enfoncés verticalement dans le sédiment, isolés et généralement recouverts de grains de sable, parfois avec des débris coquilliers. La partie antérieure du tube est généralement incrustée, non de sable, mais de vase (fig. 6b), sur une longueur de 0,2 à 2 cm (SELYS-LONGCHAMPS, 1903; SILEN, 1952; EMIG, 1970). Cette partie du tube ne dépasse pas de la surface du substrat, le tube étant entièrement enfoncé dans le sédiment (EMIG, 1970), contrairement à l'opinion de GUSTAFSON (1936) et SILEN (1952). La dimension des grains du tube varie selon la granulométrie du sédiment (SELYS-LONGCHAMPS, 1903; EMIG, 1970) et on peut faire, sur le tube de *P. muelleri* les mêmes remarques que sur celui de *Phoronis psammophila*, notamment sur la possibilité d'une certaine recherche des grains dans la vase.

L'extension bathymétrique de *P. muelleri* (2-140 m) varie selon les localités : 2-35 m (EMIG, 1970, 1973 a), 4-15 m (DÖRJES, 1972), 5,5 à 32 m (VATOVA, 1935),

(1) Signalée comme *P. architecta* par cet auteur, il s'agit en réalité de *P. muelleri* (EMIG, 1973 b).

10-31 (STEUER, 1933), 7-9 m (DÖRJES, 1971, 8-53 m (GUSTAFSON, 1936; SILEN, 1952; EMIG, 1970), 9-20 m (BRUNEL, 1970; ZIEGELMEIER, 1970; EMIG, 1973 b), 14-48 m (EMIG, 1971 b : île d'Oléron); 15 m (EMIG, 1972 c), 16 m (BRATTSTRÖM, 1943), 20 m (DÖRJES et al., 1970), 20-72 m (JONES, 1956), 22-115 m (GAGE, 1972 a, b), 30 m (ROSENBERG, 1972), 30-35 m (GAMULIN-BRIDA et al., 1968), 35-37 m (SELYS-LONGCHAMPS, 1903), 37-74 m (JUDGES, 1953), 40 m (STEUER, 1936), 65-75 m (BRUCE et al., 1963), 16,5 à 140 m (MAMKAEV, 1962).

Les variations de température et de salinité sont les suivantes : 2-17° et 20-22‰ (GUSTAFSON, 1936), 2-17° et 25-33 (EMIG, 1970 : Gullmar fiord), 9-25° et 33-38 avec parfois des chutes brutales jusqu'à 5‰ (GAMULIN-BRIDA et al., 1968), 20-29° et 9-36 (EMIG, 1970 : baie d'Ambaro), 0-20° et 30 (ZIEGELMEIER, 1970; DÖRJES et al., 1970), -1 à 10° et 25 (BRUNEL, 1970; EMIG, 1973 b), 13-24° et 38 (DÖRJES, 1971), 6-15° et 27-33 (GAGE, 1972 a, b), 20-30° et 30-35 (EMIG, 1973 a : Nosy Mitsio); 8-30° et 28-36 (DÖRJES, 1972).

Phoronis muelleri montre une nette préférence pour des fonds surmontés par des eaux chargées en matières organiques en suspension, généralement soumis à de légers courants (EMIG, 1973 b). Elle présente une densité assez faible au m² : selon GUSTAFSON (1936) 10-100 individus en moyenne, de quelques-uns à 540; 2 en moyenne d'après VATOVA (1943); 4-130 (JONES, 1956) cette espèce étant considérée comme abondante; 63 pour BRUCE et al. (1963); parfois en grande quantité selon GAMULIN-BRIDA et al. (1968); 10-50 d'après EMIG (1970); jusqu'à 75 individus pour DÖRJES et al. (1970); 1-10 selon GAGE (1972 b); 3-10 sur Tableau II. *P. muelleri* possède son épanouissement maximum dans des vases sableuses : c'est une espèce ubiquiste des fonds vaseux. Elle peut être considérée comme une sablovasicole tolérante.

La présence de *Phoronis muelleri* dans divers peuplements a récemment fait l'objet d'une revue (EMIG, 1973 b), aussi n'en donnerons-nous ici qu'un résumé : communauté à *Echinocardium-filiformis* (GUSTAFSON, 1936; ROSENBERG, 1972); communauté à *Amphiura*

filiformis et *A. chajei* (GAGE, 1972 a); faciès à *Schizaster-chiaiei* (VATOVA, 1935, 1936) référible aux vases terrigènes côtières (GAMULIN-BRIDA et al., 1968); communauté à *Syndosmya-Amphiura-Modiola* (GAGE, 1972 a); cœnose à *Echiurus echiurus* (DÖRJES et al., 1970); communauté à *Amphiura chiaiei* référible à celle à *Echinocardium-filiformis* (DÖRJES, 1971); peuplement des vases molles référible aux vases terrigènes côtières (LAGARDÈRE, 1971); vases terrigènes côtières dans la baie d'Ambaro et sables vaseux à *Amphiura polymorpha* et *Upogebia* sp. à Nosy Mitsio (EMIG, 1973 a); communauté à *Macoma baltica* et celle à *Venus gallina* (*Angula fabula*) (ZIEGELMEIER, 1970); biocœnose des sables vaseux à *Ensis* (EMIG, 1970, 1973 b; GUERIN-ANCEY, 1970); communauté euryboréale des sables infralittoraux (BRUNEL, 1970); peuplement des sables à *Dirrupa arietina* correspondant aux fonds détritiques côtiers et à la communauté à *Venus gallina* (LAGARDÈRE, 1971).

A Sapelo Island, DÖRJES (1972) signale *P. architecta* (dont la détermination a conduit en réalité à *Phoronis muelleri*; EMIG, 1973 b) dans deux communautés : à *Hemipholis elongata* dont la composition des espèces est similaire aux communautés à *Amphiura*, et à *Molra atropos* et *Branchiostoma virginiae* dont le peuplement présente un certain parallélisme avec les communautés à *Venus*.

D'après ces divers peuplements dans lesquels *P. muelleri* a été récoltée, on peut conclure que cette espèce possède une nette préférence pour les peuplements des fonds détritiques envasés de l'étage circalittoral, principalement les communautés à *Amphiura* et les vases terrigènes côtières. Parfois, elle est signalée dans des biotopes infralittoraux avoisinants comme la communauté à *Venus gallina*, les peuplements à *Macoma baltica*.

Phoronis muelleri a été récoltée avec d'autres espèces de phoronidiens : *Phoronis pallida* : Gullmar Fiord (SILEN, 1952); *Phoronis psammophila* Açores (EMIG, 1972 c), Nosy Mitsio (EMIG, 1973 a), baie de Helgoland (EMIG, 1973 b); *Phoronopsis albomaculata* Tuléar (EMIG et THOMASSIN, 1969), Nosy Mitsio (EMIG, 1973 a); *Phoronopsis harmeri* Îles

Kouriles et Sakhaline (MAMKAEV, 1962), Açores (EMIG, 1972 c).

VII. — *Phoronis pallida* (SCHNEIDER) SILEN, 1952.

Phoronis pallida, signalée uniquement dans trois localités, vit dans des fonds sableux et sablo-vaseux. Son tube y est enfoncé verticalement; il est recouvert de grains de sable (SILEN, 1952; JONES, 1961; EMIG, 1969 b). Selon SILEN (1952), ce tube devient oblique postérieurement, tandis que sa partie distale (2-7 mm), membraneuse, pourrait dépasser du sédiment. La longueur du tube peut atteindre 140 mm (JONES, 1961), il est vertical et fermé postérieurement (EMIG, 1969 b, 1971 b).

P. pallida a été récoltée de 1 à 12 m de profondeur selon les localités (SILEN, 1952; REISH, 1959; JONES, 1961; EMIG, 1969 b, 1970). Les variations de température et de salinité sont de 2-17° et 25-33 ‰ dans le Gullmar fiord. La densité de cette espèce n'est fournie que par JONES (1961) dans trois stations, pour 11 prélèvements étalés sur 15 mois, sur une surface de 75 cm²: 0-14 individus, 99-553, 0-10; la densité maximale par m² serait donc de l'ordre de 74 000. D'après ce même auteur, *P. pallida* présente une distribution en agrégats quand la densité est supérieure à 0,10 individus par 2,5 cm² et une distribution au hasard en-dessous cette densité, soit 400 individus par m². A ce sujet, on peut se reporter aux remarques concernant *Phoronis psammophila*.

Les seules indications faunistiques sont données par REISH (1959) et JONES (1961), sans aucune description bionomique. SILEN (1952) signale que *P. pallida* est abondante au-dessus de la limite d'extension de *Phoronis muelleri*.

Phoronis pallida a été récoltée en même temps que *Phoronis muelleri* (Gullmar fiord, SILEN, 1952) et *Phoronis psammophila* (Los Angeles harbor, REISH, 1959).

VIII. — *Phoronopsis albomaculata* GILCHRIST, 1907.

Phoronopsis albomaculata vit dans des graviers et sables grossiers bien classés, colmatés en profon-

deur par une fraction fine (EMIG et THOMASSIN, 1969; THOMASSIN, 1973), dans des sables gris plus ou moins grossiers colmatés, des sables fins, des vases sableuses calcaires et des vases sableuses avec fraction grossière (EMIG, 1973 a). GILCHRIST (1907) ne donne aucune indication sur le substrat, indiquant seulement, en 1919, des individus en reproduction asexuée s'enfonçant dans un sédiment détritique envasé. *Phoronopsis albomaculata* a été récoltée dans la même localité que *Phoronopsis californica* (Nosy Komba, Madagascar), dans des graviers et sables grossiers.

Le tube de *Phoronopsis albomaculata* est enfoncé verticalement dans le sédiment, contrairement à l'opinion de GILCHRIST (1907). Il est recouvert de grains de sable, parfois de débris coquilliers (GILCHRIST, 1907; EMIG, 1971 b). La dimension des grains varie selon la granulométrie du substrat.

La répartition bathymétrique varie de 27 à 55 m (GILCHRIST, 1907), quelques mètres à 45 m (EMIG, 1973 a). En Côte d'Ivoire, la salinité varie de 36 à 35 ‰ et la température de 18 à 26°, à Nosy Mitsio 30-35 ‰ et 20-30°.

La densité de *Phoronopsis albomaculata* est de 50 individus pour 50 dm³ (EMIG et THOMASSIN, 1969). Les résultats des prélèvements effectués sur une radiale NW depuis Nosy Mitsio par R. PLANTE sont mentionnés sur le tableau II (EMIG, 1973 a).

D'après les résultats préliminaires d'une étude faite par R. PLANTE, *Phoronopsis albomaculata* semble avoir des exigences moins strictes que les deux autres espèces (Tableau II). Les stations 1 et 2 sont situées dans des vases sableuses très calcaires à *Amphiura polymorpha* et *Upogebia* sp. Dans les stations 4 et 5, la fraction fine est plus faible; caractérisé par la présence de *Asymetron maldvensis*, le peuplement correspond à celui des sables profonds soumis à des courants assez forts (EMIG, 1973 a). Dans la passe de Nosy-Komba, *Phoronopsis albomaculata* vit avec *Phoronopsis californica* dans des graviers et sables grossiers à *Branchiostoma belcheri*, soumis à de forts courants. A Tuléar (fig. 5), *Phoronopsis albomaculata* est présente dans un peuplement réf-

TABLEAU II
Récolte de *phoronidiens* à Nosy Mitsio
(Madagascar), densité par m²

Stations	1 + 2	3	4	5
Profondeur en m	6 16	20	40	45
<i>Phoronopsis albomaculata</i>	7		2	2
<i>Phoronis muelleri</i>	10	3		
<i>Phoronis psammophila</i>	1	11		

table à la biocénose des sables grossiers sous l'influence de courants de fond, colmatés en profondeur, à *Asymetron lucayanum*; elle est aussi signalée en accidentelle dans des sables fins d'une dune hydraulique (EMIG et THOMASSIN, 1969; THOMASSIN, 1973). *Phoronopsis albomaculata* demande la présence d'une fraction fine colmatant les sables grossiers dans lesquels elle explose numériquement.

Phoronopsis albomaculata a été récoltée avec d'autres espèces de phoronidiens : *Phoronis psammophila* Nosy Mitsio (EMIG, 1973 a); *Phoronis muelleri* Tuléar (EMIG et THOMASSIN, 1969), Nosy Mitsio (EMIG, 1973 a); *Phoronopsis californica* Nosy Komba (EMIG, 1973 a).

IX. — *Phoronopsis harmeri* PIXELL, 1912.

Phoronopsis harmeri est présente dans des sables, souvent fins et bien calbrés (TORREY, 1901; PIXELL, 1912; MCGINITIE et MCGINITIE, 1949; MAMKAEV, 1962; ZIMMER, 1964; JOHNSON, 1967, 1970; EMIG, 1972 c), dans des sables vaseux (MARSDEN, 1959; EMIG, 1967 b), dans des vases sableuses (REISH, 1959; MAMKAEV, 1962) et dans des vases (TORREY, 1901; REISH, 1959; MAMKAEV, 1962). Ces sédiments, surtout les sables, peuvent parfois contenir une fraction grossière, graviers, galets ou coquilles (MARSDEN, 1959; REISH, 1959; MAMKAEV, 1962; ZIMMER, 1964). *Phoronopsis harmeri* a été récemment récoltée aux îles de Cook (Aitutaki) par P. E. GIBBS dans des sédiments de sable corallien, grossier, fin ou vaseux (communication personnelle de P. E. GIBBS).

Les tubes rigides de *Phoronopsis harmeri* sont enfoncés verticalement dans le sédiment et généralement formés de grains de sable (PIXELL, 1912; LEDIG, 1919; HILTON, 1930 a, b; MCGINITIE, 1935; MARSDEN, 1959; JOHNSON, 1967), parfois avec de petits cailloux si le sédiment contient une fraction grossière (LEDIG, 1919; MARSDEN, 1959; ZIMMER, 1964). La dimension des grains dépend de la granulométrie du sédiment (EMIG, 1971 b). D'après ADAMS et al. (1968), *Phoronopsis harmeri* semble pourtant utiliser de préférence une taille particulière de grain dans la construction de son tube. La partie antérieure du tube est parfois molle, sans grains, ou se terminant sous la surface du sédiment (PIXELL, 1912; MARSDEN, 1959); d'après ERICKSON et al. (1968), ce sont les actions répétées des marées qui érodent les premiers 15 mm du tube. L'absence de la partie antérieure du tube conduit donc aux mêmes remarques que pour le tube de *Phoronis psammophila*. Comme nous l'avions déjà signalé pour cette espèce, les tubes de *Phoronopsis harmeri* préviennent et empêchent l'entraînement et le lessivage du sédiment (MCGINITIE, 1935). Ces tubes peuvent atteindre et dépasser 20 cm. En général, leur longueur est de 10 à 15 cm (PIXELL, 1912; HILTON, 1930 a; MCGINITIE, 1935; JOHNSON, 1967).

Phoronopsis harmeri a généralement été récoltée dans des « intertidal flats » (TORREY, 1901; MCGINITIE, 1935; JOHNSON, 1967, 1970; EMIG, 1967 b) où les individus se retirent dans leur tube à marée basse, dans la zone infralittorale supérieure non exondable (PIXELL, 1912; MARSDEN, 1959; ZIMMER, 1964), jusqu'à 11 m (MARSDEN, 1959), 15 m (EMIG, 1972 c), 23-89 m (MAMKAEV, 1962). Dans les îles Cook, *Phoronopsis harmeri* vit depuis la limite des basses-mers jusqu'à 5 m (GIBBS - communication personnelle : aux stations A9, AL2, AL3, AL18, AL20 de GIBBS, 1972).

Phoronopsis harmeri peut supporter des variations de salinité de 20 à 44 ‰ (KRAUSE, 1968), celles-ci sont supérieures à celles du milieu naturel : 20-38 ‰ (EMIG, 1967 b), 30-35 (JOHNSON, 1967). La température varie de 7-23° (EMIG, 1967 b; JOHNSON, 1967). L'oxygène n'est pas un facteur limitant

(KRAUSE, 1968), d'autant que, d'après JOHNSON (1967), cette espèce peut survivre jusqu'à 6 semaines dans un milieu presque anaérobie.

Des mesures de la densité sont fournies par McGINITIE (1935) : 281 individus dans 100 cm², soit 28 100 par m², la densité est telle que le fond prend une couleur verte (celle du lophophore); par REISH (1959) : jusqu'à 1600 par m²; par JOHNSON (1967) : 1 200 individus par m²; MARSDEN (1959), EMIG (1967 b) mentionnent un très grand nombre dans la région inférieure de la zone intertidale. D'après les résultats de JOHNSON (1970), *Phoronopsis harmeri* est la plus abondante à 0 m et + 0,9 m. Cette espèce possède une reproduction asexuée dont il faut tenir compte dans la distribution (JOHNSON, 1967). Celle-ci, d'après ERICKSON et al. (1968), est uniforme, avec une densité légèrement plus faible dans les zones supérieure et inférieure de la région littorale où les sédiments sont un peu plus grossiers. Si la distribution est influencée par l'action de la marée, la densité moyenne, malgré l'érosion journalière, reste probablement constante. ZIMMER (1964) distingue deux populations : à partir de — 0,5 pied, à forte densité, dans des sables et graviers, et depuis — 3 pieds, moins abondante, dans un sable pur; mais ces deux populations ne se distinguent pas anatomiquement. D'après McGINITIE (1935), *Phoronopsis harmeri* tend à former des agrégats, pouvant couvrir un arpent, mais elle ne s'étend pas dans les herbiers à *Zostera*. Elle est très abondante dans des sédiments à fort pourcentage de sable (McGINITIE et McGINITIE, 1949). Aux îles Cook, *Phoronopsis harmeri* présente une grande abondance dans un sable fin vaseux à 1 m de profondeur (GIBBS - communication personnelle). MAMKAEV (1962) a découvert cette espèce dans l'archipel de Kouriles et à Sakhaline de 23 à 89 m et il explique cette différence par l'action du gel hivernal qui empêche la vie dans les faibles profondeurs, alors que, d'après les autres auteurs, *Phoronopsis harmeri* apparaît la plus abondante dans la zone située près du niveau des basses-mers.

Aucune étude bionomique ne porte à ce jour sur *Phoronopsis harmeri*. Celle-ci a été découverte avec

d'autres espèces de phoronidiens dans quelques localités : *Phoronis psammophila* Los Angeles Harbor (MARSDEN, 1959; REISH, 1959), Açores (EMIG, 1972 c); *Phoronis muelleri* Iles Kouriles et Sakhaline (MAMKAEV, 1962), Açores (EMIG, 1972 c); *Phoronis pallida* Los Angeles (MARSDEN, 1959; REISH, 1959).

X. — *Phoronopsis californica* HILTON, 1930.

Phoronopsis californica n'est signalée que dans quelques localités où elle vit dans des sédiments vaseux (HILTON, 1930 b), sableux (McGINITIE et McGINITIE, 1949) ou dans des sables grossiers à forte fraction organogène (EMIG et PLANTE, 1969; EMIG, 1973 a).

Le tube rigide enfoncé verticalement dans le sédiment est toujours formé de grains de sable (HILTON, 1930 b; McGINITIE et McGINITIE, 1949; EMIG, 1973 a) avec souvent des débris divers, surtout coquilliers (Fig. 7). Sa longueur varie de 22 à 25 cm pour HILTON (1930 b), de 20 à 46 cm d'après McGINITIE et McGINITIE (1949), plus de 45 cm pour EMIG (1973 a).



FIG. 7. — Tube de *Phoronopsis californica*, matrié postérieure

Phoronopsis californica a été récoltée dans des « mud flats » par HILTON (1930 b), dans des estuaires par McGINITIE et McGINITIE (1949), de 10 à 17 m par EMIG et PLANTE (1969), EMIG (1973 a). On observe, à Madagascar, des variations de 26 à 30° et de 33 à 35 ‰, les courants de marées atteignant 2-3 nœuds.

La densité de *Phoronopsis californica* est faible. Du fait de sa taille, de la longueur du tube et de la grande rapidité de contraction au fond de ce dernier, la capture de cette espèce est très difficile.

A Madagascar (EMIG et PLANTE, 1969; EMIG, 1973 a), *Phoronopsis californica* vit dans un fond occupé par la biocénose des sables grossiers et fins graviers sous l'influence de vifs courants, à *Branchiostoma belcheri*. Dans cette même localité a été récoltée récemment *Phoronopsis albomaculata*.

XI. — AUTRES ESPÈCES DES PHORONIDIENS

Deux espèces de phoronidiens n'ont été découvertes et décrites qu'une seule fois :

Phoronis buskii vit, d'après MCINTOSH (1881, 1888), dans des sables et graviers colmatés par de la vase, à une profondeur de 18 à 37 m. Son tube est composé de gros grains de sable et de débris divers. Le peuplement de la station 212 (MURRAY, 1895) dans laquelle *P. buskii* a été récoltée est semblable à celui où vit Madagascar *Phoronis australis* dans *Cerianthus maua*.

Phoronis bhadurii a été signalée par GANGULY et MAJUMDAR (1967) dans un sédiment sablo-vaseux de la zone intertidale. Son tube est formé de grains de sable.

CONCLUSIONS

Les principaux résultats exposés dans cette étude ont été résumés dans le tableau III. Les phoronidiens se répartissent donc en deux groupes selon le substrat, dur ou meuble. La forme encroûtante de *Phoronis hippocrepia* et de *Phoronis iijimai* peut, exceptionnellement, être observée sur un substrat meuble.

Dans le cas de *Phoronis australis*, le tube du Cérianthe auquel est associée cette espèce est assimilé à un substrat dur.

La dominance animale dans les peuplements infralittoraux peut traduire la supériorité d'une ou d'un petit nombre d'espèces animales dans la compétition pour l'espace disponible (PERES, 1967). En l'occurrence, cette supériorité appartient, dans certains biotopes, aux phoronidiens dont l'importance de la densité de population, de la biomasse et de la production ne doit en aucun cas être négligée; elle est en relation avec l'agitation de l'eau qui joue un rôle déterminant dans la biologie des phoronidiens. Du facteur hydrodynamisme dépend la nourriture de ces suspensivores, ce qui explique leur présence dans des eaux généralement turbides et dans des fonds soumis à des courants. Ce facteur intervient aussi à faible profondeur dans la répartition des animaux, généralement en limitant leur extension quand l'hydrodynamisme devient trop intense. D'autres facteurs jouent aussi des rôles essentiels dans l'extension des phoronidiens, comme la température (EMIG, 1971 b), la faune environnante et ses interrelations, la reproduction asexuée. Par contre, malgré un certain éclectisme de la part des différentes espèces, le type de fond et la granulométrie n'ont qu'une importance relative. Il en est de même pour la salinité, car les phoronidiens sont euryhalins et peuvent subir de fortes et brutales variations de la salinité. Si les phoronidiens sont aussi des eurythermes, le facteur température, comme mentionné ci-dessus, peut dans les hauts niveaux être limitant.

En fonction de la nature du substrat, de la répartition biocénotique et de l'extension bathymétrique, on peut dégager la préférence de chaque espèce pour un certain étagement, ainsi que les relations pouvant exister entre ces espèces de phoronidiens (Tableau IV). Dans l'état actuel de nos connaissances, il ne peut s'agir que d'une esquisse qui devra être modulée au fur et à mesure des nouvelles découvertes.

Le tableau IV appelle quelques précisions et explications. Les espèces classées comme circalittorales peuvent parfois remonter dans des hauts niveaux,

TABLEAU III

Résultats synoptiques de l'écologie des différentes espèces de phoronidiens. Dans la colonne substrat, sont en italique, ceux qui sont les plus courants. Dans la colonne profondeur, a été mis entre parenthèses l'intervalle de profondeur dans lequel l'espèce est le plus souvent récoltée; le O correspond au niveau des basses-mers. Dans la colonne répartition biocénotique ne sont mentionnés que les peuplements dans lesquels vit habituellement une espèce.

	Espèces	Substrat	Profondeur	Densité maximale	Répartition biocénotique
Substrats durs	<i>ovalis</i>	Perforante <i>coquille de mollusques</i> , balanes, roches	0 à 50 m (20-50 m)	150 par cm ²	Peuplements du coralligène et des fonds détritiques côtiers
	<i>hippocrepia</i>	Perforante et encroûtante <i>roches, coquilles</i> , coraux, bois, Lithothamnées	0 à 55 m (0-8 m)	22 000 par m ²	Peuplements infralittoraux d'algues photophiles (parfois dans peuplements des fonds détritiques ou dans enclaves circalittorales)
	<i>yimai</i>	Encroûtante et perforante <i>roches</i> , sables, bois	0 à 8 m	15 000 par m ²	Probablement comparable à celle de <i>Phoronis hippocrepia</i>
	<i>australis</i>	Perforante <i>tube de Cérnanthe</i>	sous 0 à 30 m	jusqu'à 100 par tube de Cérnanthe	Association <i>Phoronis australis</i> -Cérnanthe = inquilinisme
Substrats meubles	<i>psammophila</i>	<i>Sables fins</i> à vases (parfois avec fraction grossière), herbiers, mattes mortes, massifs de polychètes	zone intertidale à 20 m (4-7 m)	17 000 par m ²	Sables infralittoraux : biocénoses des sables fins bien calibrés, des sables vaseux de mode calme ; communautés à <i>Venus</i> , à <i>Albra alba</i> , à <i>Macoma baltica</i>
	<i>muelleri</i>	Vases à sables (parfois avec fraction grossière)	2 à 140 m (20-50 m)	540 par m ²	Biocénoses des fonds détritiques envasés, des vases terrigènes côtières ; communautés à <i>Amphura</i>
	<i>pallida</i>	Sables, sables vaseux	1 à 12 m	74 000 par m ²	
	<i>harmeri</i>	Sables aux vases (parfois avec fraction grossière)	zone intertidale à 89 m (0 m)	28 000 par m ²	
	<i>albomaculata</i>	Sables grossiers <i>colmatés</i> à vases sableuses	quelques mètres à 55 m		Peuplements des sables profonds soumis à des vifs courants, à <i>Asymetron</i>
	<i>californica</i>	Sables grossiers à vases	quelques mètres à 17 m	très faible	Biocénose des sables grossiers et fins graveiers sous l'influence de courants, à <i>Branchiostoma</i>

sous certaines conditions écologiques. *Phoronis muelleri* remplace en profondeur les espèces infralittorales suivantes : *Phoronis psammophila*, *Phoronis pallida* et *Phoronopsis harmeri*. Par contre, si *P. psammophila* est bien connue, les répartitions écologiques précises des deux autres sont encore inconnues ; il faudra donc établir ultérieurement les relations pouvant exister entre ces espèces, d'autant qu'elles ont toutes été récoltées, les unes avec les autres, dans certaines localités. On peut aussi remar-

quer que les trois espèces infralittorales sont plus abondantes dans des sédiments sableux, tandis que *Phoronis muelleri* l'est dans les vases. Deux espèces de *Phoronopsis*, *albomaculata* et *californica*, vivent dans des « sables à *Amphioxus* », correspondant aux biocénoses des sables grossiers et fins graveiers sous l'influence de courant de fond et celles-ci sont indépendantes de l'étagement ; de plus, nous ne possédons que des informations encore trop localisées sur ces espèces.

TABLEAU IV
Répartition des phoronidiens
en fonction de l'étagement
et de leurs relations possibles.

	Substrats durs	Substrats meubles
Etage infralittoral	<i>Phoronis hippocrepia</i> <i>Phoronis yamae</i> <i>Phoronis australis</i>	<i>Phoronis psammophila</i> <i>Phoronis pallida</i> <i>Phoronopsis hurneri</i> <i>Phoronopsis albomaculata</i> <i>Phoronopsis californica</i>
Etage circalittoral	<i>Phoronis ovalis</i>	<i>Phoronis muelleri</i>

D'après l'hypothèse relative à la phylogénèse des phoronidiens (EMIG, 1972 d), nous constatons que les espèces vivant dans des substrats durs sont les plus primitives; *Phoronis australis* dont le substrat est un cas particulier possède l'organisation la plus complexe parmi ces dernières espèces.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS (E.), ALLEN (A. L.) et SHANK (C. J.), 1968. — Reworking of sediment layers by the adult *Phoronopsis viridis*. *Pacif. mar. Stn. Rep.*, p. 21.
- ANDREWS (E. A.), 1890. — On a new american species of the remarkable animal *Phoronis*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **5**, 445-449.
- ARENAS (J. N.), 1972. — *Phoronis ovalis* Wright in Chile. *Stud. neotrop. fauna*, **7**, 113-115.
- BALASUBRAHMANYAN (K.), 1959. — *Phoronis architecta* Andrews from the Vellar estuary at Porto-Novo. *Current Sci.*, **28** (12), 495-496.
- BALASUBRAHMANYAN (K.), 1960. — Studies in the ecology of the Vellar estuary. I. A preliminary survey of the estuarine bottom and its fauna conducted on 11-9-59. *J. zool. Soc. India*, **12**, 209-215.
- BENEDEN (P. Van), 1858. — Note sur un annélide céphalobranché sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*. *Ann. Sci. nat.*, **10**, 11-23.
- BRATTSTRÖM (H.), 1943. — *Phoronis ovalis* Wright, eine für die skandinavische fauna neue Phoronide aus Øresund. *Act. Univ. lund. (Unders. över Øresund)*, **39** (2), 1-17.
- BROOKS (W. K.) et COWLES (R. P.), 1905. — *Phoronis architecta*. *Mem. nat. Sci. Washington*, **10** (5), 75-111.
- BRUCE (J. R.), COLMAN (J. C.) et JONES (N. S.), 1963. — Marine fauna of the Isle of Man. 224 pp. Univ. Press Liverpool.
- BRUNEL (P.), 1970. — Aperçu sur les peuplements d'invertébrés marins des fonds meubles de la baie de Gaspé, 1956-60. *Natural. can.*, **97**, 679-710.
- CERFONTAINE (P.), 1903. — Recherches expérimentales sur la régénération et l'hétéromorphose chez *Astroldes calycularis* et *Pennaria cavolinii*. *Arch. Biol. Paris*, **19**, 245-317.
- CORI (C. J.), 1889. — Beitrag zur Anatomie der *Phoronis*. Inaug. Diss. Prague, 48 pp.
- CORI (C. J.), 1890. — Untersuchung über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. *Z. wiss. Zool.*, **51**, 480-568.
- CORI (C. J.), 1932. — Phoronidea. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Ed. Grimpe et Wragler, **7** (2), 104-132.
- CORI (C. J.), 1939. — Phoronidea. *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, **4** (4), 1-183.
- DE GAILLANDE (D.), 1968. — Monographie des peuplements benthiques d'une calanque des côtes de Provence, Port-Miou. *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume*, **44**, 358-401.
- DÖRJES (J.), 1971. — Der Golf von Gaeta (Tyrrhenisches Meer). IV. Das Makrobenthos und seine kustenparallele Zonierung. *Senckb. marit.*, **3**, 203-246.
- DÖRJES (J.), 1972. — Georgia coastal region, Sappelo Island, U.S.A.: Sedimentology and biology. VII. Distribution and zonation of macrobenthic animals. *Senckb. marit.*, **4**, 183-216.
- DÖRJES (J.), GADOW (S.), REINECK (H. E.) et BIR SINGH (I.), 1970. — Sedimentologie und Makrobenthos der Nordgründe und der Aussenjade (Nordsee). *Senckb. marit.*, **2**, 31-59.
- DYSTER (F. D.), 1859. — Notes on *Phoronis hippocrepia*. *Trans. linn. Soc. London*, **22**, 251-256.
- EMIG (C. C.), 1966. — Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille et environs; Etang de Berre). *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume*, **40**, 161-248.
- EMIG (C. C.), 1967 a. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. I. *Phoronis hippocrepia* Wright, 1856. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, **104** (14), 1-10.

- EMIG (C. C.), 1967 b. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. II. *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **39**, 984-991.
- EMIG (C. C.), 1968. — Présence de *Phoronis psammophila* Cori : la biocoenose des Sables vaseux de mode calme. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93**, 115-125.
- EMIG (C. C.), 1969 a. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889 et *Phoronis architecta* Andrews, 1890. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **41**, 312-327.
- EMIG (C. C.), 1969 b. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. VIII. *Phoronis pallida* (Schneider) Silén, 1952. IX. *Phoronis ovalis* Wright, 1856. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **41**, 1531-1542.
- EMIG (C. C.), 1970. — Remarks on the systematics of *Phoronidae*. IV. Notes on the ecology, morphology and taxonomy of *Phoronis mülleri*. *Mar. Biol.*, **5**, 62-67.
- EMIG (C. C.), 1971 a. — Remarques sur la systématique des *Phoronidea*. X. Notes sur l'écologie, la morphologie et la taxonomie de *Phoronis iijimai* et *Phoronis vancouverensis*. *Mar. Biol.*, **8**, 154-159.
- EMIG (C. C.), 1971 b. — Taxonomie et systématique des phoronidiens. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris (Zool.)*, (3) **8**, 469-568.
- EMIG (C. C.), 1972 a. — Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila*. *Mar. Biol.*, **13**, 247-258.
- EMIG (C. C.), 1972 b. — Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila*. *Z. Morphol. Tiere*, **73**, 117-144.
- EMIG (C. C.), 1972 c. — Phoronidiens récoltés lors de la campagne « Biaçores » du N/O Jean Charcot. *Téthys*, **4**, 423-428.
- EMIG (C. C.), 1972 d. — Etude des phoronidiens (Systématique, régénération). Thèse Doct. Sci. nat., Univ. Aix-Marseille (C.N.R.S., N° 7358).
- EMIG (C. C.), 1973 a. — Phoronidiens de Madagascar. *Téthys suppl.*, **5**, 9-24.
- EMIG (C. C.), 1973 b. — Notes sur l'écologie et la taxonomie de *Phoronis muelleri* (Phoronida). *Natural. can.*, **100**, 421-426.
- EMIG (C. C.) et BECHERINI (F.), 1970. — Influence des courants dans l'éthologie alimentaire des phoronidiens. Etude par séries de photographies cycliques. *Mar. Biol.*, **5**, 239-244.
- EMIG (C. C.), HERBERTS (C.) et THOMASSIN (B. A.), 1972. — Association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Ceriantaria) dans les zones récifales de Madagascar. *Mar. Biol.*, **15**, 304-315.
- EMIG (C. C.) et LIENHART (R.), 1966. — Un nouveau moyen de récolte pour les substrats meubles infralittoraux : l'aspirateur sous-marin. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **42**, 115-120.
- EMIG (C. C.) et LIENHART (R.), 1968. — Principe de l'aspirateur sous-marin automatique pour sédiments meubles. European mar. biol. Symp. Arcachon, 1968. *In : Vie et Milieu suppl.*, **22**, 573-578 (1971).
- EMIG (C. C.) et MARCHE-MARCHAD (I.), 1969. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. VII. *Phoronis australis* Haswell, 1883. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **41**, 1244-1251.
- EMIG (C. C.) et PLANTE (R.), 1969. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **41**, 894-900.
- EMIG (C. C.) et THOMASSIN (B.), 1969. — Considérations sur la systématique des phoronidiens. VI. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **41**, 901-908.
- ERIKSON (J. M.), THOMPSON (C. R.) et WENDLING (F. L.), 1968. — Population density and distribution of *Phoronopsis viridis* on lower Lawson's flats, Dillon Beach, California. *Pacif. mar. Stn. bien. Rep.*, p. 22.
- EUZET (L.) et POUJOL (M.), 1963. — La faune associée à *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annélide Serpulidae) dans quelques stations des environs de Sète. *Comm. intern. Expl. Sci. Mer Méd. Monaco*, **17**, 833-842.
- FEBVRE (J.), 1968. — Etude bionomique des substrats meubles de l'Etang de Berre. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **60**, 297-355.
- FISHELSON (L.), 1970. — Littoral fauna of the Red Sea : the population of non-scleractinian anthozoans of Shallow waters in the Red Sea (Eilat). *Mar. Biol.*, **6**, 106-116.
- FISHELSON (L.), 1971. — Ecology and distribution of the benthic fauna in the shallow waters of the Red Sea. *Mar. Biol.*, **10**, 113-133.
- FORNERIS (L.), 1959. — Phoronidea from Brazil. *Bolm Inst. Oceanogr. S. Paulo*, **10** (2), 1-105.
- GAGE (J.), 1972 a. — A preliminary survey of benthic macrofauna and sediments in lochs Etive and Creran, sea-lochs along the west coast of Scotland. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **52**, 237-276.
- GAGE (J.), 1972 b. — Community structure of the benthos in scottish sea-lochs. I. Introduction and species diversity. *Mar. Biol.*, **14**, 281-297.
- GAMULIN-BRIDA (H.), POZAR (A.) et ZAVODNIK (D.), 1968. — Contribution aux recherches sur la bionomie benthique des fonds meubles de l'Adriatique du Nord (II). *Biol. Glasnik. Yougos.*, **21**, 157-201.
- GANGULY (D. N.) et MAJUMDAR (N.), 1967. — On a new species of *Phoronis* (Phoronida) from India. *J. zool. Soc. India*, **19**, 7-11.
- GARSTANG (W.), 1891. — *Phoronis* at Plymouth. *J. mar. biol. Ass. Plymouth*, (2) **2**, 77-78.
- GIARD (A.), 1879. — *Phoronis hippocrepia*. *Bull. Sci. Nord Fr.*, **10**, 24.
- GIBBS (P. E.), 1972. — Polychaete annelids from the Cook Islands. *J. Zool. London*, **168**, 199-220.
- GILCHRIST (J. D.), 1907. — New forms of the Hemichordata from South Africa. *Trans. S. Afr. phil. Soc.*, **17**, 151-176.
- GILCHRIST (J. D.), 1919. — Reproduction by transverse fission in *Phoronopsis*. *Q. J. microsc. Sci.*, **63**, 493-503.

- GLEMAREC (M.), 1964. — Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, **5**, 33-96.
- GRAVELY (F.), 1927. — *Gephyrea* and *Phoronis*. *Bull. Madras Mus. India*, **1**, 87-88.
- GRUET (Y.), 1972. — Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire-Atlantique). *Téthys*, **3**, 321-380.
- GUÉRIN-ANCEY (O.), 1970. — Etude des intrusions terrigènes fluviatiles dans les complexes récifaux; délimitation et dynamique des peuplements de vases et de sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar (S.W. Madagascar). *Rec. Trav. Stn mar. Endoume suppl.*, **10**, 3-46.
- GUSTAFSON (G.), 1936. — Distribution of *Phoronis muelleri* on the Swedish coast. *Ark. Zool.*, **28 B**, 1-6.
- HARMER (SF.), 1917. — On *Phoronis ovalis*. *Q. J. microsc. Sci.*, **62**, 115-148.
- HARTLAUB (C.), 1904. — Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Grossbritannien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahr 1902. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland)*, **5**, 97-106.
- HASWELL (W.A.), 1883. — Preliminary note on a Australian species of *Phoronis* (*Gephyrea tubicola*). *Proc. linn. Soc. N. S. W.*, **7**, 606-608.
- HASWELL (W.A.), 1885. — On a new instance of symbiosis. *Proc. linn. Soc. N. S. W.*, **9**, 1019-1021.
- HASWELL (W.A.), 1893. — The occurrence of a second species of *Phoronis* in Port-Jackson. *Proc. linn. Soc. N. S. W.*, (2) **7**, 340-341.
- HISCOCK (K.) et HOWLETT (R.M.), 1973. — The ecology of *Cariophyllia smithi* Stokes and broderip on south-western coast of the British Isles. *Sous presse*.
- HILTON (A.W.), 1930 a. — *Phoronidae* from the coast of Southern California. *J. Entomol. Zool. Claremont*, **22**, 33-35.
- HILTON (A.W.), 1930 b. — A new *Phoronopsis* from California. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, **49**, 154-159.
- HOLME (N.A.) et MCINTYRE (A.D.), 1971. — Methode for the study of marine benthos. *IBP Handbook* 16. 334 pp. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- IACOBESCU (V.), 1969. — Considérations sur la présence de l'espèce *Phoronis hippocrepia* Wright (*Phoronidea*) dans les eaux roumaines de la Mer Noire. *Rev. roum. Biol. Zool.*, **14**, 3-7.
- IKEDA (I.), 1901. — Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. *J. Coll. imp. Univ. Tokyo*, **13**, 507-592.
- IKEDA (I.), 1902. — On the occurrence of *Phoronis australis* Haswell near Misaki. *Ann. Zool. Japon.*, **4**, 115-118.
- JOHNSON (R.G.), 1967. — The vertical distribution of the infauna of the sand flat. *Ecology*, **48**, 571-578.
- JOHNSON (R.G.), 1970. — Variations in diversity within benthic marine communities. *Amer. Naturalist*, **104** (937), 285-300.
- JONES (M.L.), 1961. — A quantitative evaluation of the benthic fauna off Point Richmond, California. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **67**, 219-320.
- JONES (N.S.), 1956. — The fauna and biomass of a muddy sand deposit off Port Erin I. O. M. *J. anim. Ecol.*, **25**, 217-252.
- JUDGES (E.C.), 1953. — Occurrence of *Phoronis muelleri* in the Irish Sea. *Nature Lond.*, **172**, 409.
- KÖLLIKER (A.), 1864. — Kurzer Bericht einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. *Wüzb. nat. Z.*, **5**, 232-250.
- KOWALEVSKY (A.), 1867. — Anatomie und Entwicklung von *Phoronis* (En russe). Thèse St-Petersbourg.
- KRAUSE (R.A.), 1968. — A determination of the oxygen and salinity tolerance of *Phoronopsis viridis*. *Pacif. mar. Stn. biol. Rep.*, p. 23.
- LAGARDÈRE (F.), 1971. — Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. III. Les peuplements benthiques. *Téthys*, **3**, 507-537.
- LEDIG (R.), 1919. — General structure of *Phoronis pacifica*. *J. Entomol. Zool. Claremont*, **11**, 55-57.
- LE GALL (J.Y.), 1969. — Etude de l'endofaune des pelouses de Zostéracées superficielles de la baie de Castiglione (Côtes d'Algérie). *Téthys*, **1**, 395-420.
- LEUNG TACK KIT (D.), 1971. — Etude d'un milieu pollué : le Vieux-Port de Marseille. Influence des conditions physiques et chimiques sur la physiologie du peuplement de quai. *Téthys*, **3**, 767-826.
- LONG (C.), 1960. — A *phoronid* from the Gulf of Mexico. *Bull. mar. Sci. Gulf Carabbean*, **10**, 204-207.
- LÖNNY (N.), 1954. — Comparative anatomical study on *Phoronis ovalis* Wright from norwegian and brazilian waters. *Univ. Bergen Arb. (nat. Rekke)*, **2**, 1-23.
- McGINITIE (G.E.), 1935. — Ecological aspects of a California marine estuary. *Amer. Midl. Natural. Indiana*, **16** (5), 629-765.
- McGINITIE (G.E.) et McGINITIE (N.), 1949. — *Phoronidae*. In : Natural history of marine animals, p. 169-710. McGraw-Hill, New York.
- McINTOSH (W.C.), 1881. — Note on a *Phoronis* dredged in HMS Challenger. *Proc. r. Soc. Edinburg*, **11**, 211-217.
- McINTOSH (W.C.), 1888. — Report on *Phoronis buskii* n. sp., dredged during the voyage of HMS Challenger, 1873-1876. *Voyage HMS Challenger, Zool.*, **27** (75), 1-27.
- McNAE (W.) et KALK (M.), 1958. — A natural history of Inhaca Island, Moçambique. Witwatersrand Univ. Press, 163 pp. Johannesburg.
- McNAE (W.) et KALK (M.), 1962. — The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Moçambique. *Jl anim. Ecol.*, **31**, 93-128.
- MAKAEV (I.V.), 1962. — Sur des phoronidiens d'Extrême-Orient (En russe). *Issledov. Dal'nevost. Morei SSSR*, **8**, 219-237.

- MARCUS (E.), 1949. — *Phoronis ovalis* from Brazil. *Bolm. Fac. Filos. Ciênc. Univ. S Paulo (Zool.)*, **14**, 157-170.
- MARSDEN (J.C.R.), 1959. — Phoronidea from the pacific coast of North America. *Can. J. Zool.*, **37**, 87-111.
- MASSE (H.), 1963. — Quelques données sur l'économie alimentaire d'une biocénose infralittorale. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **31**, 153-166.
- MASSE (H.), 1970. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables infralittoraux des côtes de Provence. I. La baie de Bandol. *Téthys*, **2**, 783-820.
- MASSE (H.), 1971 a. — Etude quantitative d'un peuplement de sables fins infralittoraux de l'étang de Berre. Evaluation de la production de quelques espèces. *Vie et Milieu suppl.*, **22**, 329-346.
- MASSE (H.), 1971 b. — Etude quantitative de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux. II. La baie du Prado (Golfe de Marseille). *Téthys*, **3**, 113-158.
- MASSE (H.), 1972 a. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. III. L'anse de Verdon. IV. L'anse de Saint-Gervais (Golfe de Fos). *Téthys*, **3**, 283-319.
- MASSE (H.), 1972 b. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. V. La côte de Camargue. *Téthys*, **3**, 539-568.
- MASSE (H.), 1972 c. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VII. Discussion, comparaison et interprétation des données quantitatives. *Téthys*, **4**, 397-422.
- MASSE (H.), 1972 d. — Contribution à l'étude quantitative et dynamique de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. *Bull. Soc. Ecol.*, **3**, 11-20.
- MEEK (A.), 1917. — On the Phoronida. *Rep. Dove mar. Lab. Cullercoast*, **6**, 33-48.
- MENON (K.R.), 1927. — Subclass Zoantharia (except Scleractinia). In : The littoral fauna of Krusadai Island in the gulf of Manaar. *Bull. Madras Govern. Mus., nat. Hist.*, **1**, 31-40.
- MORTON (J.) et MILLER (M.), 1968. — The New-Zealand sea shore. 638 pp. Collins, London.
- MURRAY (J.), 1895. — Station 212. In : A summary of the scientific results obtained at the sounding, dredging and trawling stations of the HMS Challenger. *Rep. Sci. Results Voyages HMS Challenger*, **2**, 817-822.
- NAIK (K.K.) et SHAW (J.S.), 1956. — On the occurrence of *Phoronis australis* off the coast of Port Okha (Okhamandal, India). *J. Univ. Bombay*, **25**, 66-69.
- NAQVI (S.M.), 1968. — Effect of predation on infaunal invertebrates of Alligator Harbor, Florida. *Gulf Res. Rep.*, **2**, 313-321.
- NAYLOR (E.), 1965. — Biological effects of a heated effluent in docks at Swansea, S. Wales. *Proc. Zool. Soc. London*, **144**, 253-268.
- OKA (A.), 1897. — Sur une nouvelle espèce japonaise du genre *Phoronis*. *Ann. Zool. Japon*, **1**, 147-150.
- OLLIVIER (M.T.), 1969. — Etude des peuplements de Zostères, Lanice et Sabelles de la région dinardaise. *Téthys*, **1**, 1097-1138.
- PERES (J.M.), 1967. — Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **42**, 4-113.
- PICARD (J.), 1965. — Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **36**, 1-160.
- PICHON (M.), 1967. — Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés de la région de Tuléar. *Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar*, **5**, 171-214.
- PIXELL (H.), 1912. — Two new species of Phoronidea from Vancouver Island. *Q. J. microsc. Sci.*, **58**, 257-284.
- PONDER (W.F.), 1971. — « Montacutona ceriantha » n. sp. a commensal leptonid bivalve living with *Cerianthus J. Conchylol.*, **108**, 15-25.
- REYS (J.-P.), 1972. — Analyses statistiques de la micro-distribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Téthys*, **3**, 381-403.
- REISH (D.J.), 1959. — An ecological study of pollution in Los Angeles-Long Beach Harbors, California. *Allan Hancock Found. Publ.*, **22**, 1-119.
- ROSENBERG (R.), 1972. — Benthic fauna recovery in a swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos*, **23**, 92-108.
- ROULE (L.), 1889. — Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre *Phoronis*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **109**, 195-196.
- SELYS-LONGCHAMPS (M. de), 1903. — Ueber *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland. *Wiss. Meeresunters.* (Abt. Helgoland), **6**, 1-56.
- SELYS-LONGCHAMPS (M. de), 1907. — *Phoronis*. Fauna Flora Golf Neapel, **30**, 1-280.
- SILEN (L.), 1952. — Research on Phoronidea of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden). *Ark. Zool.*, **4** (4), 95-140.
- SILEN (L.), 1955. — Autotomized crowns as propagative bodies in *Phoronis*. *Acta Zool. Stockh.*, **36**, 159-165.
- SILEN (L.), 1956. — On shell-burrowing Bryozoa and *Phoronis* from New-Sealand. *Trans. r. Soc. N.-Z.*, **84**, 93-96.
- STEUER (A.), 1933. — Zur Fauna des Canale di Leme bei Rovigno. *Thalassia*, **1** (4), 1-40.
- STEUER (A.), 1936. — Sipunculoida, Phoronidea, Brachiopoda, Enteropneusta und Acrania von Alexandrien in Ägypten. *Note Ist. italo-germ. Biol. mar. Rovigno*, **23**, 1618.

- THEEL (H.), 1907. — Om utvecklingen af Sveriges zoologiske hafsstation Kristineberg och om djurlifvet i angränsande haf och fjordar. *Ark. Zool.*, 4 (5), 1-123.
- THEODOR (J.), 1964. — *Phoronis ovalis* Wright, phoronidien récolté pour la première fois en Méditerranée. *Vie et Milieu*, 15, 807-808.
- THOMASSIN (B.A.), 1973. — Peuplements de sables fins sur les pentes internes des récifs coralliens de Tuléar (SW de Madagascar). *Téthys suppl.*, 5, 157-220.
- TORREY (H.B.), 1901. — On *Phoronis pacifica* sp. nov. *Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 2, 282-288.
- TREVALLION (A.), 1971. — Studies on *Tellina tenuis* Da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 7, 95-122.
- TRUE-SCHLENZ (R.), 1965. — Données sur les peuplements des sédiments à petites phanérogrammes marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation (Côtes de Provence). *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, 39, 97-125.
- UCHIDA (T.) et IWATA (F.), 1955. — The fauna of Akkeshi Bay. XXII. Phoronidea. *Publ. Akkeshi mar. Biol. Stn*, 5, 1-3.
- VATOVA (A.), 1934. — Ricerche quantitative sul benthos del Golfo di Rovigno. *Note Ist. italo-germ. Biol. mar. Rovigno*, 12, 1-12.
- VATOVA (A.), 1935. — Ricerche preliminari sulle biocenosi del Golfo di Rovigno. *Thalassia, Ist. italo-germ. Biol. mar. Rovigno*, 2 (2), 1-30.
- VATOVA (A.), 1943. — Le zoocenosi dell'Alto Adriatico presso Rovigno e loro variazioni nello spazio e nel tempo. *Thalassia*, 5 (6), 1-61.
- WRIGHT (T.S.), 1856. — Description of two tubicolous animals. *Edinb. new Phil. J.*, 4, 313-315.
- ZIEGELMEIER (E.), 1970. — Ueber Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler wirbellose während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch « Katastrophale » Umwelt Einflüsse. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 21, 9-20.
- ZIMMER (R.L.), 1964. — Reproductive biology and development of Phoronida. Univ. Microfilm, 416 pp., Ann Arbor (U.S.A.).

RÉSUMÉS DE THÈSES

Makki BOUKHRIS. — **Recherches écologiques et physiologiques sur les plantes gypsicoles de Tunisie.** Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 1973. Ronéo, 215 pages, 35 tableaux, 25 figures, 12 planches photographiques (Section d'Eco-Pédologie du C.E.P.E.-C.N.R.S., B.P. 5051, 34033, Montpellier Cedex). Directeur scientifique : P. LOSSAINT. N° d'enregistrement au C.N.R.S. : AO 6089.

Le sujet que M. BOUKHRIS aborde, entre dans le cadre du problème général de la répartition des espèces végétales dans leurs milieux naturels en fonction des caractéristiques chimiques des sols.

On sait qu'à grande échelle, cette répartition est commandée essentiellement par la plus ou moins grande richesse des sols en ions nécessaires au métabolisme des végétaux. L'étude des milieux qualifiés d'extrêmes et caractérisés par des teneurs élevées en certains ions (NaCl dans le cas des sols halomorphes, Al dans les sols hyperacides, Mg dans les sols sur dolomie, métaux lourds des sols sur serpentine...) a souvent suscité l'intérêt des chercheurs.

Très paradoxalement, les milieux gypseux et leur influence sur la végétation n'avaient guère fait l'objet d'une étude approfondie. C'est cette lacune qu'a essayé de combler M. BOUKHRIS en y consacrant six années de recherches.

L'ouvrage est subdivisé en cinq chapitres :

Dans le premier, l'auteur décrit les milieux et la végétation sur gypse. Une attention particulière est accordée aux propriétés trophiques des sols qui se singularisent par une grande richesse en calcium et sulfates et par une extrême pauvreté en azote, potassium et phosphore, et ensuite à la morphologie du système racinaire des principales plantes caractéristiques.

Dans le deuxième chapitre, il étudie la composition chimique d'une cinquantaine d'espèces gypsicoles récoltées dans le milieu naturel. Une classification en thiophores, thiohalophores, halophores, calciphores et oligophores est proposée, tenant compte de la prédominance d'un ion, ou d'un groupe d'ions, dans les tissus des plantes.

Une représentation fort originale sous forme de spectres trophiques à 8 coordonnées est utilisée pour exprimer les teneurs moyennes en éléments principaux : S, Ca, K, Mg, Na, Cl, P et N.

En ce qui concerne plus particulièrement le soufre, les proportions de soufre minéral et de soufre sous forme organique (acides thioaminés) sont précisées. On constate qu'elles sont très variables d'une espèce à l'autre.

Il est à noter que certains taxons accumulent dans leurs feuilles jusqu'à 6,4 % de soufre, dont 75 % sont sous forme minérale. Cette valeur est environ 30 fois plus élevée que celles généralement observées chez d'autres espèces dans les milieux dits normaux.

Le troisième chapitre est consacré au problème de la nutrition minérale en milieux contrôlés. L'auteur relate les expériences effectuées par différentes méthodes de culture pour préciser le rôle quantitatif de l'ion sulfate dans la germination et la croissance d'un certain nombre d'espèces les plus caractéristiques.

Plusieurs techniques sont utilisées :

- cultures sur terre plus ou moins enrichie en gypse,
- cultures sur solutions hydroponiques de différentes concentrations en SO_4 et en principaux ions d'accompagnement : Na, Ca, K, Mg.

Dans l'ensemble, les résultats obtenus confirment ceux qui sont exposés dans le chapitre précédent et apportent une explication physiologique au comportement écologique des espèces.

Dans les quatrième et cinquième chapitres, M. BOUKHRIS étudie l'absorption du radiosulfate par les racines excisées et la localisation du soufre dans les végétaux.

L'étude des deux espèces *Erodium glaucophyllum* (une macrothiophore) et *Pteranthus dichotomus* (une mésothiophore) a montré une différence très nette de comportement au niveau de l'absorption racinaire et explique leur comportement sur le terrain.

Quant à la localisation des composés soufrés dans les plantes, trois méthodes ont été mises en œuvre :

- la méthode macro-autoradiographique au $^{35}\text{SO}_4^{2-}$ (appliquée à des plantes entières) par absorption racinaire ou foliaire, en fonction du temps,
- la méthode histo-autoradiographique (par coupes minces) qui permet de localiser très finement le ^{35}S dans les tissus,
- la méthode histochimique qui permet de localiser les groupements -SH dans les différents tissus des feuilles.

Des clichés en couleur illustrent ce chapitre.

Lise MARTINET. — *Recherches sur les causes de la variation annuelle des populations du campagnol des champs Microtus arvalis*. Thèse Paris, 1972. N° d'enregistrement C.N.R.S. : AO 6520.

L'étude, présentée ici, de la dynamique annuelle des populations du Campagnol des champs et de leur déterminisme comprend deux parties.

La première est consacrée à l'analyse écologique des résultats de piégeages réalisés pendant neuf ans, à intervalle d'un mois, dans des populations naturelles en Vendée et dans le Poitou. La deuxième consiste en une analyse expérimentale de l'influence de trois facteurs du milieu, photopériodisme, alimentation et température, sur la survie des jeunes, la

croissance corporelle, l'établissement et le maintien de la maturité sexuelle.

La *dynamique annuelle des populations du Campagnol des champs* se caractérise par une augmentation de la densité de la population à partir du mois de mai, un maximum se situant suivant les années entre septembre et novembre, puis une diminution rapide et un minimum de janvier à avril.

L'existence de deux générations de Campagnols à caractéristiques physiologiques distinctes explique en partie cette évolution : pour les individus nés de février à juin la croissance est rapide et continue, la puberté précoce et la fertilité élevée; au contraire, pour ceux nés de juin à novembre, la croissance est lente et discontinue, la puberté retardée jusqu'au printemps suivant.

Trois facteurs du milieu sont responsables de ce cycle annuel, le photopériodisme, l'alimentation et la température.

Le *photopériodisme* intervient sur la croissance corporelle, l'établissement et le maintien de la gamétogénèse.

Il existe une durée optimum d'éclairement située entre 15 et 20 heures par 24 heures, la durée de la photopériode claire la plus défavorable étant 10 heures.

Il n'existe pas de période réfractaire comparable à celle observée chez les Oiseaux et certains Mammifères comme le Bélier.

Le photopériodisme n'est pas le seul facteur qui intervient dans la régulation du cycle annuel dans la nature, puisque en l'absence de stimulation lumineuse ou d'alternances de photopériodes claires et sombres il n'est pas possible d'empêcher l'apparition de la maturité sexuelle ou de provoquer des régressions de la gamétogénèse.

L'*alimentation* intervient sur la croissance corporelle, l'établissement et le maintien de la gamétogénèse comme le photopériodisme, mais aussi sur la survie des jeunes.

La mortalité au cours du premier mois de la vie est plus élevée, la croissance corporelle et la fertilité plus faible chez les Campagnols nourris avec de

la luzerne fauchée à l'automne plutôt qu'au printemps, à un stade végétatif tardif (préfloraison) plutôt qu'à un stade végétatif précoce (30 cm).

La température intervient essentiellement sur la survie des jeunes.

En effet, sous des conditions favorables de lumière (photopériode claire de 15 h) et d'alimentation (luzerne de printemps à un stade précoce), la survie des jeunes au cours du premier mois est de 80 % à 21 °C et 25 % seulement à 5 °C.

Si à une température de 5 °C est associée une alimentation défavorable, luzerne d'automne à un stade végétatif tardif, aucun Campagnol ne peut atteindre l'âge d'un mois.

En conclusion, trois des facteurs du milieu sont responsables de la dynamique annuelle des populations du Campagnol des champs.

Le photopériodisme intervient sur le taux de natalité, l'alimentation sur les taux de natalité et de mortalité, la température sur le taux de mortalité.

Odile PERNOT-VISENTIN. — *Les Tabanidae (Diptera) du Haut-Doubs. Etude des liaisons écofaunistiques sur des bases chorologiques et phénologiques*. Thèse de 3^e cycle. 7 octobre 1972. Laboratoire d'Ecologie animale. Faculté des Sciences et des Techniques de Besançon.

Cette thèse fait suite à un travail antérieur présentant les « méthodes d'étude des *Tabanidae* ». Les premières investigations portaient sur les stades larvaires, nymphal et adulte des taons et recensaient les facteurs essentiels intervenant sous l'angle écologique et, partiellement, éthologique pendant le développement et la vie adulte, ainsi que les moyens d'étude correspondants.

Ces préliminaires étaient d'autant plus nécessaires que le Jura n'avait fait l'objet pour les taons, que de recherches d'ordre systématique et fort dispersées. Or la connaissance de ces animaux pose de gros problèmes, en raison de la difficulté de suivre la vie larvaire qui est hypogée, et de repérer les mâles et leur rôle, beaucoup de ceux-ci n'étant même pas encore connus ou n'ayant été que rarement ren-

contrés. De plus les adultes de nombreuses espèces n'apparaissent que quelques semaines par an.

Le travail avait pour objet de donner une idée aussi exacte que possible des espèces existantes, et de leur infodation aux divers milieux écologiques mais, pour obtenir des résultats exhaustifs, il était indispensable de restreindre l'étendue du terrain prospecté. C'est pourquoi les recherches ont été centrées autour de la Station Biologique de Bonnevaux — qui est d'aménagement récent — et des communes voisines. Les marécages, tourbières et forêts de ces secteurs sont particulièrement riches en taons. En revanche il n'était pas inutile de récapituler tout ce qui était connu dans les limites de la Franche-Comté, de la Haute-Alsace, des Vosges et de la partie la plus proche de la Lorraine. Il était également nécessaire de ne pas réaborder l'étude de tous les stades à la fois : on s'en est tenu aux adultes, quels que soient, pour le but proposé, les risques que leur mobilité entraîne.

Le plan adopté a donc été le suivant :

1 a — Description des milieux.

Une carte très précise des environs de Bonnevaux a été établie, situant une quinzaine de points d'étude, ce qui dans l'espace de trois mois constitue le maximum possible pour un chercheur. Ces 15 points sont répartis dans les périmètres de 5 associations végétales : *Arrhenatheretum elatoris* Br. Bl. (prairies à avoine élevée); *Mesobrometum-Gentianetosum luteae* Guin. (pelouse à gentiane jaune); *Molinio-Trollietum europaei* Guin.; *Angelico silvestris*. *Aconitum Napelli* Guin.; *Trichophoreto-Sphagnetum fuscii* Luq.

Ces associations sont classées en allant de la plus sèche à la plus humide (tourbière). Chacune fait l'objet d'une illustration photographique, les espèces végétales principales étant citées. Les sous-associations sont indiquées lorsqu'il y a utilité.

1 b — Description des méthodes de capture des adultes.

Cette partie fait surtout l'objet d'un rappel du travail antérieur. Plusieurs méthodes ont été employées : le piège Manitoba modifié par l'auteur, figuré et

photographié en place; le filet à grande poche (modèle Réal); la voiture automobile (moyen classique); l'animal-piège.

Le piège Manitoba doit rester en place une journée entière pour donner de bons résultats. Encore faut-il remarquer qu'il ne fournit pas le nombre maximum d'espèces.

Pour les autres méthodes, elles ont été employées par laps de temps égaux (15 minutes pour le filet). Quand on effectue avec le filet des moulins continus, l'attraction est due surtout au mouvement, au volume repéré et aux odeurs émises.

2 a₁ — Inventaire spécifique antérieur.

Jusqu'en 1969, 13 espèces et 1 forme étaient recensées dans le Doubs; la plus grande partie des captures sont dues à BOUVIER (Lausanne) qui a surtout étudié le Jura Suisse et à DOBY (Rennes). Les Vosges et le Bas-Rhin, la Haute-Saône et le Jura ont surtout été parcourus par le Docteur M. LECLERCQ (Belgique); la Côte-d'Or par PANDELLE, HARANT, SEGUY, VILLENEUVE, SURCOUF, M. LECLERCQ et enfin l'Ain par le Docteur ROMAN. L'ensemble représente 37 espèces.

2 a₂ — Inventaire spécifique accompli.

Or les chasses de l'auteur ont amené le nombre des espèces connues dans le Doubs également à 37 auxquelles s'ajoutent 9 formes, ce qui représente la moitié des espèces françaises répertoriées.

Environ 7 000 captures ont été effectuées, la liste détaillée en est donnée ainsi qu'une carte des points prospectés. Les espèces les plus remarquables sont photographiées, les cartes de répartition dans la région paléarctique fournies d'après la révision du Docteur M. LECLERCQ.

La comparaison entre les données obtenues dans le Jura Suisse et dans le Jura français est fournie en fin de chapitre.

2 b — Considérations biogéographiques.

L'analyse biogéographique de la faune locale montre 3 grands groupes. Les éléments eurasiatiques (24

espèces et 3 formes) prédominent nettement les éléments européens (8 espèces et 1 forme) et les éléments méditerranéens (6 espèces et 4 formes). Certaines captures sont particulièrement intéressantes, *Hybomitra arpad* Szil. espèce essentiellement circumpolaire, nouvelle pour la France, ainsi que *Haematopota pluvialis minima* Ghidini (connue d'Italie uniquement), *Hybomitra bigoti monspeliensis* Villeneuve et *Haematopota fraseri* Austen (signalée pour la seconde fois en France après le Gard) exclusivement méditerranéennes, *Hybomitra alpicola* Muschamp alpine et *Chrysops sepulchralis* Fabricius signalées pour la deuxième fois en France.

Une publication particulière reprend ce point (*Ann. Sci. Univ. Besançon*, 3^e série, fasc. 8, 1972).

Si la présence d'*Hybomitra arpad* est due au milieu subarctique constitué par les tourbières, il est beaucoup plus surprenant de trouver deux espèces méditerranéennes strictes telles qu'*Hybomitra bigoti monspeliensis* et surtout *Haematopota fraseri*. Cela obligera à sortir des considérations biogéographiques pour atteindre, par une recherche topographique et microclimatique de détail, une justification d'ordre strictement local. L'existence d'une espèce alpine ne fait que confirmer ce qui a été déjà constaté récemment pour les Lépidoptères.

2 c — Répartition altitudinale des espèces.

La répartition de certains Tabanides en fonction de l'altitude a frappé beaucoup de chercheurs. Ce point de vue est repris ici. Les secteurs de plaine et les secteurs subalpins (à plus de 1 000 m) possèdent chacun 8 espèces qui ne débordent guère dans les secteurs intermédiaires. Une dizaine sont indifférentes. La dizaine restante habite plutôt l'étage collinéen, mais cela peut dépendre de la latitude. Ce phénomène est particulièrement sensible dans le Jura qui est une chaîne très allongée en sens N-S.

2 d — Phénologie imaginaire

La synthèse des données fournies par les différentes chasses nous a permis d'établir la durée d'apparition des espèces. Elles se séparent en trois groupes, d'abord printanières, puis estivales, aux-

quelles se rattachent la plupart des méditerranéennes, et permanentes comprenant les espèces très communes (*Tabanus bromius* L., *Chrysops caecutiens* L., *Haematopota pluvialis* L. etc.).

Il apparaît nettement que le mois de juillet est le plus riche en espèces et en individus, le pourcentage des captures variant de 64,64 à 90 %. Ces chiffres s'expliquent par la brièveté de la période d'apparition des taons (15 juin à fin août) et par le caractère transitoire de la faune (liaison entre espèces printanières et estivales).

3 a — Problèmes d'abondance.

Il apparaît immédiatement que trois ou quatre espèces sont ubiquistes et permanentes et dominent fortement toute la population des taons : *Haematopota pluvialis* (près de 4 000 exemplaires sur 7 000), *Tabanus bromius* (plus de 1 000), *Tabanus masculicornus* (plus de 400). Ensuite la représentation des espèces décroît très vite. Dans certains genres notamment chez les *Hybomitra* les espèces sont représentées de façon à peu près égale, ce qui suggère une absence de concurrence sérieuse, et sans doute une localisation à peu près indépendante. Cette vue est confirmée plus loin.

La comparaison des chasses au piège et au filet permet de tirer diverses conclusions notamment sur le mode de capture. Le fauchage donne un aperçu plus adéquat de la population du milieu étudié (diversité des espèces supérieures, 36 espèces contre 27 au piégeage), il permet notamment la capture des mâles qui ne représentent qu'un pourcentage très faible dans les captures globales (24 mâles pour 6232 femelles, soit 0,38 %).

3 b 1 — Caractérisation des milieux par la méthode des constances.

Quelle que soit la méthode de capture les espèces ubiquistes réapparaissent toujours en même temps que les autres espèces caractéristiques de milieux particuliers.

Afin de mettre en évidence ces dernières l'auteur utilise plusieurs méthodes. Déjà au simple examen

il apparaît que certaines espèces sont plus abondantes dans un milieu que dans un autre. L'essai de caractérisation d'un grand ensemble phytosociologique par certaines espèces a été fait en 3 étapes successives, la dernière constituant une méthode originale.

L'indice de constance appliqué aux divers milieux permet d'obtenir un certain nombre d'espèces caractéristiques dites brutes. Pour cela, on sépare celles qui se rencontrent dans tous les relevés de celles qui sont présentes dans 25 à 49 % des relevés (les plus intéressantes pour nous) et celles qui sont considérées comme accidentelles. Mais cette méthode est peu adéquate.

3 b 2 — Caractérisation des milieux par la méthode de fidélité.

En utilisant les pourcentages des espèces capturées au cours de chaque chasse (relevés mis et examinés côte à côte), il ressort quelques espèces caractéristiques de milieux (méthode de la fidélité) :

Arrhenatheretum elatoris Br. Bl. 19 : *Chrysops caecutiens* L., *Hybomitra solstitialis* Schiner.

Mesobrometum-Gentianetosum luteae Guin. 55 : *Hybomitra lundbecki* Lyneborg.

Molinio-Trollietum europaei Guin. 55 : *Hybomitra micans* Meigen.

Angelico silvestris-Aconitetum Napelli Guin. 55 : *Hybomitra borealis* Meigen.

Trichophoraeto-Sphagnum fusci Luq. 26 : *Chrysops relictus* Meigen.

Le genre *Hybomitra* (cf. plus haut) est relativement bien spécialisé par milieu, il possède certainement avec les espèces ubiquistes le plus grand intérêt écologique dans les montagnes moyennes.

3 b 3 — Caractérisation des milieux par la méthode d'informatique originale.

Enfin l'analyse factorielle des correspondances nous a permis de préciser les conclusions précédentes.

Pour chaque milieu le relevé des espèces a été établi en regroupant les résultats de l'ensemble des chasses du mois considéré; pour chaque espèce un

indice d'abondance représente la fréquence des présences calculées sur le même ensemble de chasses. Le classement des données a été fait selon la méthodologie phytosociologique qui consiste à comparer les relevés 2 à 2 puis à regrouper ceux qui se ressemblent le plus et forment des « groupes » caractérisés par un petit nombre d'espèces.

Les 2 diagrammes obtenus selon les axes 1 et 2 de l'analyse totale des relevés et des espèces ont été superposés, les espèces se situant au niveau des noyaux individualisés sur le diagramme « relevé » peuvent être considérés comme des « caractéristiques » de groupes.

Parmi celles-ci, après avoir éliminé certaines à cause de leur rareté locale, nous retenons :

Hybomitra lundbecki Lyneb. et *Hybomitra tropica* Panzer (caractéristiques du *Mesobrometum-Gentiane-tosum luteae*).

Hybomitra solstitialis Schiner et *Hybomitra micans* Meigen (caractéristiques de l'*Arrhenatheretum elatioris*).

Tabanus maculicornis Zetterstedt (caractéristique du *Molinio-Trollietum europaei*).

Hybomitra borealis Meigen et *Tabanus autumnalis* Linné (caractéristiques de l'*Angelico-Aconitetum nappelli*).

Chrysops relictus Meigen et *Tabanus glaucopsis* Meigen (caractéristiques du *Trichophoretum-Sphagnetum fusci*).

Il résulte que les *Tabanidae* d'une région ne sont pas répartis au hasard, mais regroupés en « ensemble spécifiques » susceptibles de définition statistique, dont chacun semble correspondre à une unité phytosociologique. Dans le cas étudié il semble que l'un des facteurs essentiels de cette distribution spatiale réside dans l'humidité des divers milieux.

Mais il est encore impossible de savoir s'il s'agit d'une réponse primaire, ou au contraire d'une réponse secondaire liée aux variations de la composition floristique qui découlent du gradient d'humidité.

4 — Conclusions.

L'auteur a donc obtenu les résultats suivants : un inventaire sensiblement exhaustif des *Tabanidae* du

secteur de Bonnevaux-Frasne, une image de la composition de la faune de cette famille comprenant des espèces circumpolaires, alpines, eurasiatiques, européennes et méditerranéennes (voir espèces remarquables), une critique des méthodes de capture des adultes, une image de la répartition des espèces selon l'altitude et la saison, une idée des facteurs commandant l'abondance relative des espèces, une approche de trois méthodes successivement plus adéquates, permettant d'évaluer la liaison entre les peuplements de *Tabanides* des diverses espèces et les grands milieux définissables en phytosociologie. La méthode informatique utilisée a jusqu'ici été peu souvent employée dans ce genre de problèmes faunistiques.

L'étude des *Tabanides* comme celle d'autres familles de suceurs de sang ou de parasites, présente aussi un vif intérêt pratique, les données de zoogéographie étant utilisées par l'entomologie médicale et vétérinaire et commandant les travaux d'ordre biologique indispensables. Le harcèlement des bestiaux par les taons, à lui seul, est susceptible de produire un sérieux abaissement de la production laitière.

Françoise ATHIAS. — **Etude quantitative du peuplement en microarthropodes du sol d'une savane de Côte-d'Ivoire** (Thèse de 3^e cycle).

Dans la réserve de la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto, savane préforestière de Côte d'Ivoire en climat tropical humide, deux parcelles d'étude ont été délimitées, l'une en savane brûlée, l'autre dans une savane protégée du feu depuis 7 ans. Des prélèvements périodiques y ont été effectués pendant 16 mois avec une sonde pédologique découpant des carottes de sol de 15 cm de haut. Huit carottes sont prélevées tous les 15 jours, 4 en sol de touffe et 4 en sol nu. Les carottes sont découpées en 6 strates de 2,5 cm chacune, et la faune est extraite de ces échantillons par des extracteurs de type TULLGREN. Des observations complémentaires ont porté sur le climat, le microclimat édaphique, la phénologie de la végétation herbacée, la litière et les caractéristiques

pédologiques. Les effets secondaires du feu de brousse sur le milieu édaphique ont été analysés.

La distribution horizontale de la faune est hétérogène, calquée sur celle des souches des Graminées. Le sol protégé par la base des touffes de Graminées abrite plus de microarthropodes que le sol nu, en particulier des saprolytiques et des prédateurs. Les microarthropodes phytophages, comme les Symphytes, sont généralement indifférents à l'effet attractif du sol de touffe. Après le passage du feu de brousse, fin janvier, les microarthropodes se raréfient considérablement dans le sol nu de la savane brûlée; la mortalité est moindre sous les touffes, microbiotopes souvent respectés par l'incendie, et dont, par conséquent, le sol demeure riche en litière et jouit d'un microclimat moins rigoureux qu'en sol nu.

Les saprolytiques se distribuent généralement dans les premières strates du sol, tandis que les biolytiques tendent à en occuper tous les horizons. Le feu, en détruisant la protection offerte par le couvert végétal, provoque un échauffement spectaculaire de la surface du sol nu, ce qui produit un enrichissement relatif des strates profondes en faune. En savane non brûlée, la faune est plus superficielle, particulièrement en sol de touffe.

Les fluctuations d'abondance des microarthropodes sont influencées par le climat, notamment par l'humidité du sol, les pluies — et surtout leurs conséquences sur l'érosion du sol — et la température.

Un sol couvert de litière, relativement chaud (32-35 °C) et sec (pF 4,2 à 4,7) est le plus favorable au peuplement, surtout acarologique. Ces conditions sont réunies en décembre, au début de la grande saison sèche qui est l'époque de la plus grande abondance des microarthropodes édaphiques. L'abondance des Acariens de type saprolytique est liée en outre aux quantités de litière de Graminées. Celle des Collembolés est surtout régie par des supports com-

plexes de compétition et de prédation avec les Acariens. L'abondance des prédateurs n'est que faiblement liée à celle des autres microarthropodes, des proies complémentaires subvenant à leurs besoins. Les fluctuations d'abondance des microarthropodes de Lamto sont aussi dépendantes de facteurs intrinsèques, en rapport avec la pression de sélection due aux effets péjoratifs du feu, particulièrement pour les populations vivant à la surface du sol.

L'abondance moyenne annuelle de l'ensemble des microarthropodes est faible, comparée aux valeurs obtenues dans les milieux herbacés tempérés connus. En savane brûlée on ne compte que 14 227 Acariens/m², 1 467 Collembolés et 4 479 autres microarthropodes; ces valeurs sont plus élevées en savane non brûlée; respectivement : 23 070, 2 855 et 5 007. La place relative des Oribates et des Collembolés y est restreinte, surtout en sol nu de savane brûlée; celle des Acariens Actinédides et des Symphytes est d'autant plus importante que le milieu est plus pauvre en litière au sol.

L'abondance relative des microarthropodes saprolytiques est d'autant plus faible que le sol est appauvri en litière et dénudé par le feu. En revanche, celle des biolytiques est élevée, particulièrement en savane brûlée.

La conjonction de trois facteurs du milieu, le climat, le feu de brousse et les Termites, en agissant sur le microclimat du sol et le cycle de la matière organique, confère, directement ou indirectement, des caractères spécifiques au peuplement microarthropodien du sol de la savane. D'une manière générale, les décomposeurs se raréfient, surtout en savane brûlée, ou se confinent dans des microbiotopes soit riches en matière organique, soit protégés des aléas du climat. Le feu simplifie le milieu, qui rappelle les milieux cultivés tempérés; corrélativement l'abondance relative des microarthropodes biolytiques prend le pas sur celle des décomposeurs.

ANALYSES D'OUVRAGES

Proceedings of the 3rd International Congress of Acarology held in Prague August 31 - September 6, 1971, edited by Milan DANIEL and Bohumir ROSICKY, published by Dr. W. JUNK B. V. Publishers The Hague, 1973, 837 pages.

Les résultats des travaux exposés par les spécialistes mondiaux de l'Acarologie lors des Congrès Internationaux qui se réunissent tous les quatre ans sont le reflet de l'activité d'un secteur de la zoologie en plein épanouissement.

Le Congrès d'Acarologie qui s'était tenu pour la la seconde fois à Nottingham en Angleterre du 19 au 25 juillet 1967 (édité par G. O. EVANS, Akademiai Kiado, Budapest, 1969, 652 pages), avait déjà connu un grand succès. Quatre années se sont écoulées, et à Prague, l'Acarologie est devenue une discipline majeure au sein de laquelle les problèmes les plus divers de la biologie sont abordés.

Le livre reproduit *in extenso* les différents thèmes de recherche tels qu'ils ont été présentés pendant le congrès.

1 — Introduction par Monsieur le Président B. ROSICKY sur l'Acarologie en général et son importance pratique.

2 — Symposium sur la microscopie électronique à balayage en Acarologie avec six travaux originaux portant sur les récepteurs sensoriels des tiques et des Acariens, les méthodes de préparations des pièces à examiner, l'ultrastructure de l'enveloppe de l'œuf d'un Uropodide, l'examen des sensilles, et de l'organe de Haller chez les tiques, et la morphologie des Acariens Oribates.

3 — Sur les Acariens du sol, seize articles ont été rassemblés et concernent la systématique, la bio-

cénétique, les localisations écologiques, la nutrition et la bioénergétique.

4 — Les Acariens marins et des eaux douces font l'objet de sept articles qui sont principalement orientés vers des problèmes écologiques.

5 — Les Acariens des plantes susciteront l'intérêt des agronomes par seize communications traitant des multiples parasites qui occasionnent de graves dommages dans les cultures sous toutes les latitudes.

6 — Les problèmes soulevés par la taxonomie, la phylogénie et la zoogéographie des différents groupes d'Acariens (Gamasidae, Caeculidae, Phytoseiidae, Parasitiformes, Uropodidae, Bryobiidae, Pterygosomidae, Oribatidae, Trombiculidae, Erythracidae, etc.) sont discutés minutieusement par seize spécialistes systématiciens.

7 — Les Acariens des produits stockés sont étudiés dans neuf articles qui se réfèrent à la biologie, le comportement, et la répartition géographique de ces animaux en concurrence trophique avec l'homme.

8 — Les Acariens parasites de Vertébrés, principalement ceux de petits mammifères, sont étudiés à leur tour et font l'objet de douze articles originaux.

9 — Les tiques sont un groupe d'Acariens parasites redoutables; en Acarologie, ils constituent une spécialité qui réunit dans ce livre sept articles originaux.

10 — Sur le plan de l'action vétérinaire, les Acariens et les tiques ont une importance capitale; la connaissance précise de leur cycle évolutif est nécessaire à l'administration d'une thérapeutique efficace. Ces problèmes complexes ont donné l'occasion à dix-sept spécialistes de faire chacun une mise au point précise.

11 — Sur le plan médical, les Acariens et les Tiques sont à l'origine de nombreuses maladies comme les encéphalites du type TBE (Tickborn encephalitis); plusieurs spécialistes se sont penchés sur le problème, et huit articles sont insérés dans les comptes rendus du Congrès d'Acarologie de Prague.

12 — la fièvre hémorragique de Crimée est engendrée par un virus dont le vecteur est un Ixodide. Quatre publications sont consacrées à ce sujet.

13 — Les moyens de lutte contre les Acariens qui s'attaquent aux récoltes et au bétail de l'Homme sont abordés du point de vue biologique (prédateurs) et du point de vue physico-chimique (pesticides, insecticides). Treize articles traitent de cet important problème économique.

14 — Des aspects plus fondamentaux tels que la physiologie, la génétique et le comportement des Acariens sont analysés en douze mises au point dans lesquelles les spécialistes ont surtout abordé les problèmes de la reproduction, de la nutrition, et plus particulièrement les équilibres hydriques.

15 — Enfin, les onze derniers articles sont des études écologiques concernant les cycles vitaux dans la nature, les relations hôte-parasite, l'influence de la température, etc.

GUY VANNIER.

BAETA NEVES (C. M. L.). — *A Natureza e a humanidade em perigo*. — 1970, vol. I. — *A protecção da natureza em Portugal e no mundo*; 240 p. — 1970, vol. II. — *Causas e efeitos da destruição da natureza*, 370 p. — 1972, vol. III. — *O « Ano europeu da conservação da natureza » e o seu eco em Portugal*, 349 p.

Ces trois volumes correspondent à la réunion de très nombreux articles qui couvrent à peu près totalement le champ des titres des divers volumes. Notre confrère, très attentif à la bibliographie de langue française, donne beaucoup d'exemples, situés en Europe et en Afrique. On ne saurait que lui savoir gré d'avoir ainsi réussi cet effort de mise au courant du public en ce qui concerne des problèmes si épineux, si importants. C'est ainsi que le vol. III parle de

l'année de la Protection de la Nature et de sa protection future au Portugal; sur certains sujets généraux de la protection de la nature; sur l'agronomie, la sylviculture et la Protection; réflexions sur le passé, parcs nationaux et réserves; urbanisation, tourisme, agriculture et protection. Une telle somme est fort utile. Souhaitons que beaucoup de Français y aient accès.

C. D. D.

Bernt ZEITZSCHEL, aidé par Sebastian A. GERLACH [sous la direction de], 1973, avec de nombreux collaborateurs. — *The Biology of the Indian Ocean*. Ecological Studies 3. Springer Verlag, 549 pp.

Comme beaucoup d'ouvrages intitulés « Ecologie ou Biologie d'un groupe zoologique ou d'une région du monde », cet ouvrage ne constitue pas une synthèse de nos connaissances de l'écologie dans l'océan indien. Il s'agit d'une juxtaposition de travaux concernant un groupe zoologique ou un aspect écologique dans l'Océan Indien. De plus, l'ensemble de l'ouvrage ne traite que des masses d'eaux et de leur faune planctonique. Le titre de l'ouvrage n'est pas tout à fait assez précis.

Chaque article est très spécialisé, mais ils ont des points communs et s'étayent les uns les autres. un lecteur attentif peut se faire par lui-même une idée de la biologie planctonique de l'Océan Indien. Ce livre s'adresse à des écologistes déjà confirmés qui doivent eux-mêmes extraire les informations successives pour faire la synthèse des idées nouvelles qui sont exprimées.

Cet ouvrage a l'avantage d'apporter les résultats les plus récents des recherches sur le plancton de l'Océan Indien puisqu'il s'agit de communications présentées au Symposium de Kiel en avril 1971, réuni sous l'égide du Comité Scientifique de Recherches Océanographiques (S.C.O.R.), et de la section de Productivité marine du Programme Biologique International (IPB/PM). Ce symposium avait pour but de rassembler et de confronter les principaux résultats biologiques de l'Expédition Internationale de l'Océan Indien (IIOE 1959-1965). Le volume contient 44 contributions dont 22 rapports généraux

préparés spécialement pour ce symposium. Les travaux sont groupés en six thèmes d'importance très variable. A deux exceptions près, toutes les contributions concernent les masses d'eaux et les êtres pélagiques.

Un effort tout à fait particulier pour rendre homogène la présentation des contributions et surtout pour que les résultats chiffrés soient comparables pour tous les travaux. Comme la standardisation des méthodes de mesures, d'analyses et de prélèvements avait été très poussée au cours des nombreuses campagnes effectuées pour le compte de l'IIOE. Ces résultats concernent la production ou l'évaluation des stocks et des potentialités sont fondés sur des milliers de mesures comparables réparties dans le temps et dans l'espace et ainsi une vue d'ensemble des problèmes peut être présentée.

Il est regrettable que la France n'ait pas cru devoir s'associer à ce programme comme toutes les autres grandes nations maritimes. Quelques prélèvements ont néanmoins été effectués au cours de cette période, mais n'étant pas normalisés, ils sont restés inutilisés. Ainsi la France a été pratiquement exclue de l'analyse des résultats.

Cet ouvrage extrêmement documenté et abondamment illustré est une mine de renseignements très importants. La présentation claire et l'abondance des cartes permet un accès facile aux informations. La bibliographie groupée pour tous les articles en fin de volume a pu être concentrée au maximum. Elle est très complète.

Bien sûr, toutes les contributions n'ont pas le même intérêt, celui-ci dépend en grande partie de l'état d'avancement des différentes disciplines. Ainsi, le niveau d'analyse et celui de synthèse sont très différents de même que les modes de pensée des auteurs. La couverture de l'Océan Indien n'est pas complète et certaines zones restent pratiquement inconnues. L'Ouest de l'Océan (Mer d'Arabie et Côte d'Afrique) est beaucoup mieux connu que le Golfe du Bengale ou la partie centrale. Malgré ces lacunes, cet ouvrage montre quel niveau peut atteindre l'Ecologie Marine dans l'analyse des phénomènes à l'échelon d'un Océan. Il donne aussi une idée

assez effarante des investissements qui seraient nécessaires pour combler les vides ou passer à une analyse plus subtile.

Les résultats exposés dans ce volume prouvent que l'écologie des masses d'eau dans l'Océan Indien est maintenant mieux connue que celle des autres Océans du monde, grâce à la somme des informations recueillies et à leur coordination. L'IIOE, dont le but était de faire avancer les connaissances biologiques dans l'Océan Indien (auparavant le moins connu, a parfaitement rempli sa mission.

Les Thèmes

I. — L'environnement physique.

Six contributions dont quatre d'intérêt général permettent de se faire une bonne idée d'ensemble des particularités physiques de l'Océan Indien et de son originalité. Cette originalité tient surtout à deux facteurs; l'un géographique, l'absence d'extension dans la partie froide de l'hémisphère nord condamne l'Océan Indien à une asymétrie fondamentale en profondeur. L'eau antarctique riche en sels nutritifs et en oxygène ne peut ressurgir dans la zone équatoriale et la féconder. Elle en est empêchée par des masses d'eaux intermédiaires chaudes très salées et à faible teneur en oxygène qui prennent naissance sur les côtes d'Arabie et s'interposent. L'Océan Indien ne respire pas à la manière des autres océans. Toute sa biologie en est perturbée. L'autre facteur d'origine climatique est le régime de la mousson qui provoque un renversement complet de tout le système de courants dans la moitié nord de l'Océan. Une conséquence immédiate de cet état de fait est le caractère saisonnier des upwelling. Ceux-ci durant six mois provoquent un enrichissement considérable de la biomasse planctonique et elle est dispersée par le renversement de la mousson d'où une perte importante de production tertiaire.

Ainsi toutes les données et toutes les cartes de répartition doivent tenir compte de l'état de la mousson, et les données concernant les eaux de surface doivent être traitées selon la saison comme si l'on

avait à faire à deux océans différents. C'est le cas de la majorité des contributions.

En complément, Mc GILL dans un important rapport fait le point de nos connaissances actuelles sur la lumière et les teneurs en sels nutritifs de l'Océan Indien surtout dans sa partie ouest. Les mesures très nombreuses, près de 8 000, permettent l'établissement d'une série de cartes très précises de ces teneurs dans l'ensemble de la masse d'eau. Ces cartes servent de document de travail pour les travaux suivants.

II. — Production primaire et stock potentiel de phytoplancton et de bactéries.

Huit articles composent ce chapitre et donnent une idée des potentialités de production alimentaire dans l'Océan Indien.

Le premier rapport (KREY) est illustré de cartes qui permettent de se faire une idée précise du stock phytoplanctonique (analyse de la chlorophylle A) de la production vraie (production mesurée d'un échantillon d'eau replacé *in situ*) et des potentialités (mesurées en incubateur) selon la période de la mousson. Ces cartes sont malheureusement fragmentaires et certaines zones sont totalement inconnues. Il est néanmoins possible de donner une estimation de la production annuelle de carbone organique. Elle serait de l'ordre de 6 109 T. L'importance des eaux néritiques fécondées par les apports terrigènes (1 % en surface 1,910° T) et des zones d'upwelling (12 % de la surface 1 10° T) est ici démontrée.

Ces évaluations globales sont complétées par deux études plus précises. La première (EL-SAYED et JITTS) porte sur l'évaluation de la production phytoplanctonique entre l'Australie et l'Antarctique (115° E) et aux alentours des Iles Kerguelen. Elle démontre l'importance de la convergence antarctique. La seconde (QUASM) évalue la production dans les zones à forts apports terrigènes que sont les estuaires et les eaux saumâtres de la côte du Kerala.

Enfin, TAYLOR étudie les Dinoflagellés qui font souvent partie du « plancton d'ombre » et dont le rôle, par leur alimentation mixte mi-atotrophe, mi-

hétérotrophe, est souvent mal connu dans les écosystèmes pélagiques.

III. — Phytoplancton Zooplancton Particules et leurs potentialités dans des secteurs particuliers (4 contributions).

La première (DE DECKER) est une étude complète des populations planctoniques au large du Cap de Bonne Espérance portant sur cinq ans. Cycles, abondance et répartition des espèces majeures sont précisés en fonction des conditions hydrologiques.

KIMOR étudie les relations entre les populations planctoniques de la Mer Rouge et du Golfe Persique ainsi que la Mer d'Arabie. Il note une raréfaction dans les deux mers fermées, causée en grande partie par les conditions hydrologiques sévères qui y règnent. Ceci malgré l'apport de masses d'eau océaniques dû à la mousson de SW. L'absence de communautés meso et bathymétrique, due dans le Golfe Persique, à l'absence de profondeur et en Mer Rouge à une forte température en profondeur, est considéré comme un facteur supplémentaire d'appauvrissement.

BABENERD et Coll. étudient au cours de la mousson de NE la répartition de la microbionasse (protéines dissoutes), du phytoplancton, et des détritus (filtrat global - protéines) et des sels minéraux sur la côte orientale d'Afrique de 5° S à la Mer Rouge et sur la côte occidentale des Indes. Dans la même zone, les relations entre le zooplancton et les particules inorganiques sont étudiées par LENZ.

IV. — Stocks de zooplancton et répartition.

C'est la partie la plus importante de cet ouvrage : 19 contributions dont beaucoup traitant de la répartition d'un groupe zoologique dans tout l'Océan.

RAO fait le bilan de tous les prélèvements planctoniques effectués dans l'Océan Indien et met en évidence les nombreuses lacunes qui persistent dans nos connaissances, lacunes qui peuvent être totales même dans certaines zones littorales. HAQ et Coll. traitent de la répartition et de l'abondance du zooplancton sur les côtes du Pakistan avant et après la mousson de NE. Cette étude, illustrée de nom-

breuses cartes et diagrammes montre l'importance de la mousson sur l'abondance du plancton. Les mois d'Octobre à Décembre généralement calmes ont une productivité maximale avant que la mousson de NE ne disperse les amas de plancton en les entraînant au large.

NAIR et RAO dressent les cartes de répartition des Chaetognates dans tout l'ouest de l'Océan Indien en fonction de la mousson.

KASTURIRANGAN et Coll. publient une carte de la répartition des Copépodes pélagiques à partir de 1548 prélèvements standards. Ils détaillent ensuite celle-ci en 2 cartes correspondant à la mousson.

FLEMINGER et HULSEMANN étudient la répartition mondiale des grandes espèces de Copépodes épipelagiques tropicaux. Ils démontrent ainsi que la faune de la partie nord de l'Océan Indien est proche de la faune du Pacifique Central. La zone sud est constituée d'un mélange des faunes pacifique et atlantique. Toutes les espèces atlantiques qui atteignent le Cap sont présentes dans le sud de l'Océan Indien.

NAIR et Coll. publient des cartes de répartition des Amphipodes pélagiques en fonction de la mousson. La seule famille des Hyperidae représente plus de 45 % du stock. La concentration en Amphipodes augmente régulièrement du Sud au Nord et devient maximale dans les zones d'Upwelling (Côte d'Arabie) ou de forts apports terrigènes (Golfe du Bengale).

BRINTON et GOPALAKRISHNAN donnent une étude très poussée de la répartition et de l'abondance de 23 espèces ou groupes d'espèces d'Euphausiacés en fonction de la mousson.

D'autres contributions d'intérêt moins général traitent des Hydroméduses, des Hydres de Mer Rouge et des passages éventuels à travers le Canal de Suez, des stades méroplanctoniques des Anthozoaires et des Appendiculaires. Trois communications traitent de trois espèces de Mollusques pélagiques. La plus documentée est celle portant sur *Limacina inflata* (SAKTHIVEL). Le nombre des prélèvements permettant une synthèse écologique. Le même auteur étudie la répartition d'une espèce bisubtropicale.

V. — Poissons, larves de poissons et benthos.

Ce thème est très disparate et les résultats qu'il groupe sont très fragmentaires. La première contribution NELLEN porte sur les populations de larves de poissons dans le bassin nord ouest de l'Océan Indien. Différents engins de pêche ont été testés, leurs résultats soigneusement comparés et les résultats corrigés en conséquence. Des représentants de 107 familles ont été identifiés et des cartes de répartition en fonction de l'abondance sont données pour les familles à importance économique.

SUDA dresse un tableau de la répartition des Thons et de l'état des captures dans l'Océan Indien. Les conditions hydrologiques déterminantes pour les concentrations de poissons sont analysées. L'étude montre que l'exploitation des espèces de grande taille approche du seuil maximal compatible avec le maintien de la population à son niveau actuel. Par contre une intensification de la pêche des petites espèces à partir de stations côtières est possible.

COHEN à la suite d'une étude de la biogéographie des poissons de l'Océan Indien conclut au non particularisme de l'Océan Indien. La majorité de la faune est Indopacifique, néanmoins les quelques îlots d'endémisme sont signalés. Cette étude ne confirme pas la notion souvent admise d'un appauvrissement d'est en ouest.

Le seul article concernant le Benthos, NEYMANN et Coll., est un résumé réduit à l'Océan Indien des nombreux travaux de l'équipe de benthologie abyssale soviétique. Les auteurs estiment que la partie nord est sous l'influence du Pacifique (50 % d'espèces communes) alors que 80 % des espèces de la partie sud sont circumantarctiques. La plupart des espèces profondes eurybathes étant réparties mondialement.

VI. — Transfert de la matière organique à travers les niveaux trophiques.

CUSHING évalue le transfert énergétique à travers les niveaux trophiques dans l'Océan Indien aux deux périodes de la mousson.

Le calcul est effectué à partir des évaluations des potentialités en production primaire (méthodes du

C^(a) comparées aux évaluations de stocks de zooplancton et de production planctonique. Ceci permet d'évaluer la production tertiaire, en particulier celle des Thons. Ces résultats peuvent conduire à la planification des pêcheries pour éviter l'overfishing.

Enfin TRANTER donne une étude complète de l'écosystème pélagique et de ses variations saisonnières sur le méridien 110° E (de l'Ouest de l'Australie au Sud de Sumatra).

Cl. MONNIOT

M. C. SAINT GIRONS, 1973. — **Les mammifères de France et du Bénélux.** (Faune marine exceptée), 488 p., 201 fig. Préface de Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Doin Editeur, 8, place de l'Odéon, 75006 Paris. 138,00 F.

Les espèces de la faune de France et du Bénélux sont analysées de façon très précise. Pour chaque genre, on trouve une clef de détermination des espèces, des notes sur la systématique avec référence aux sous espèces, des notes sur la morphologie et la biologie.

Dans bien des cas également, des renseignements très précieux sur la répartition géographique. Beaucoup de dessins au trait et de photos illustrent cet ouvrage attrayant. Les crânes et les dentitions sont bien figurés.

Il ne fait aucun doute à nos yeux que ce livre sera utile à tous les écologistes. Félicitons l'éditeur de cet ouvrage présenté de façon fort élégante.

T. ORGHIDAN, A. NÚÑEZ JIMÉNEZ, L. BOTOSANEANU, V. DECOU, ST. NEGREA, NICASIO VINA BAGES, 1973. — **Résultats des expéditions cubano-roumaines à Cuba.** Editions de l'Académie des Sciences de la République Socialiste Roumaine, Bucuresti, str. Gutenberg, 3 bis. — 424 pp., 28 pl. photographiques, nombreuses figures. (Distribué par le C.N.R.S., Service des Publications, 15, quai Anatole France, Paris VII).

Ce volume, le premier d'une longue série est d'un particulier intérêt pour tous les écologistes qui s'intéressent à la biologie souterraine.

En vérité, l'intérêt de Cuba est puissant, et l'on ne saurait sous estimer ce véritable « carrefour biogéographique ». Le premier volume traite essentiellement de l'analyse des groupes zoologiques, par des spécialistes qui écrivent en français, à quelques exceptions près.

La description des stations est fournie, ainsi que certaines données sur les microclimats. Sont étudiés ensuite quelques groupes : Turbellariés (Codreanu et Balesco), Polychètes (M^{me} HARTMANN-SCHRODER), Nématodes (COMAN), Cladocères (ORGHIDAN et ST. NEGREA), Cyclopide (C. PLESA), Harpacticides (PETKOVSKI), Ostracodes interstitiels (Nicole COINEAU et BOTOSANEANU) Amphipodes (DANCAU), Chilopodes (ST. NEGREA, MATIC et FUNDORA MARTINEZ), Opi lions (AVRAM), Ricinuleides (M^{me} DUMITRESCO et ILINCA JUVARA BALS), Schizomide (M^{me} DUMITRESCO), Acariens Rhodacarides (A. PETROVA et P. BERON), Collembolles (Magdalena GRUIA et Z. MASSOUD), Coléoptères (SPANGLER, DECOU, OSELA), Trichoptères (Botosaneanu), Diptères (BOTOSANEANU et VAILLANT).

Bien entendu, tous les groupes ne sont pas encore étudiés et le travail, quel travail, va être continué.

Félicitons nos collègues roumains d'avoir su conduire à bien une telle tâche, si remarquable, en l'un des paradis de la spéléologie !

C. D. D.

Proceedings of the Symposium on Soil Microbiology.
— Publiés sous la direction de J. SZEGI par « Akademiai Kiado », Budapest, 1972, 480 p., 17 × 25 cm. 16 \$ environ.

Le volume rassemble les 65 communications présentées au Symposium de Budapest du 16 au 20 juin 1970 par des chercheurs provenant de 19 pays différents, la représentation de l'Europe de l'Est étant très importante.

Les organisateurs du Symposium ont cherché à orienter le Symposium essentiellement dans deux directions : étude du rôle des microorganismes dans les transformations de la matière organique du sol

et étude des interactions entre les herbicides et les microorganismes, car il s'agit de deux problèmes qui présentent un caractère d'urgence particulier compte-tenu de l'évolution présente des méthodes agronomiques. En effet, l'on assiste, depuis une vingtaine d'années, à une modification considérable de la nature des apports organiques au sol : les apports de résidus végétaux bruts augmentent, alors que l'application de fumier a tendance à disparaître. D'un autre côté, la quantité des engrais et des pesticides introduits dans les sols s'accroît régulièrement : les adjonctions de pesticides ont décuplé au cours des 10 dernières années; il y a lieu de noter, en outre, que le nombre d'espèces chimiques nouvelles introduites dans les sols dépasse actuellement 500. Quelles sont les conséquences de ces bouleversements sur la vie microbienne dans les sols, sur le cycle du carbone, sur l'humidification; quels sont les effets des herbicides sur la microflore et les plantes cultivées ? Les réponses à ces questions sont encore incomplètes mais il est hors de doute que les travaux présentés au Symposium de Budapest contribuent au progrès de nos connaissances dans les domaines abordés.

Les processus de biodégradation de la matière organique dans les sols ont fait l'objet de nombreuses communications, qui concernent :

— soit des résidus végétaux complexes : litières forestières (N. KLENNER de MALXNER et R. SCHAEFER), pailles (E. N. MISHUSTIN, B. NOVAK, O. VERONA et A. RAMBELLI);

— soit des composés définis, tels qu'hydrates de carbone à faible poids moléculaire, cellulose (T. KALININSKAYA), lignine (F. MANGENOT et O. REISINGER), composés aromatiques divers (F. KUNC) complexes humo-métalliques (S. Gordienko et coll.) ou composés humiques (V. T. SMALY, D. KLEINHEMPEL). L'influence de divers paramètres physiques ou chimiques a été approfondie : argiles (J. NOVAKOVA, G. MULLER), anaérobiose (A. N. ILYALETINOV et R. VAMOS) engrais minéraux (B. TODOROVA).

Fait intéressant à souligner, les recherches sur les synthèses microbiennes des composés humiques connaissent un bel essor après la percée de l'école de

Braunschweig; citons, à ce propos, les travaux de Z. FILIP et coll., H. E. FREYTAG et H. IGEL, F. GULYAS, B. G. MURSACOV, D. WOJCZIK-WOJKOWIA.

Par contre, les problèmes touchant les interactions entre les microorganismes et les plantes vivantes n'ont été que rarement évoqués à ce Symposium, sauf par I. NAGY, S. A. SAMTSEVICH (rhizosphère), G. S. F. PUGH et coll. (Phylloplan).

Quant aux interactions entre les pesticides et la microflore du sol, elles sont étudiées dans une foule de laboratoires; il est difficile d'en faire une analyse succincte. Fort heureusement, le Professeur K. DOMSCH a présenté en 10 pages une excellente synthèse à ce sujet.

Il est du livre édité par J. SZEGI comme de tous les comptes-rendus de congrès: la valeur des articles est inégale. L'ouvrage n'en mérite pas moins d'être acquis par toute bibliothèque dotée d'une section d'écologie microbienne car il comporte des synthèses de qualité (K. DOMSCH, S. A. SAMTSEVICH, D. KLEINHEMPEL) et il permet de découvrir les travaux effectués dans les laboratoires des pays de l'Est.

Y. DOMMERGUES

J. SCHAAL, R. MAROCKE, A. COUTURIER. — **Le circuit du Gaschney, un itinéraire commenté dans le Massif du Hohneck.** Numéro spécial du *Bull. Soc. H. N. de Colmar*, 79 pp., nombreuses figures (on peut se procurer cette brochure en particulier au Club vosgien, 4, rue de la Douane à Strasbourg. 10 F port compris).

Il s'agit là d'une excellente brochure qui retrace, selon un itinéraire, toutes les particularités du paysage; les plantes et les animaux étant ainsi replacés dans leur cadre général. En vérité, on ne peut que féliciter les auteurs et souhaiter que de telles monographies, simples et bien faites, se multiplient en France.

L'Office du Tourisme de Colmar, 4, rue Unterhinden, s'est heureusement associé à cette entreprise.

Le Ministère du Tourisme devrait bien souvent servir de chef d'orchestre dans de telles innovations

qui présentent notre pays sous son meilleur jour. Car c'est avant tout à l'Office du Tourisme que se rend le voyageur qui ne connaît pas un pays.

C. D. D.

P. MINVIELLE. — **Guide des parcs nationaux et régionaux de France.** 437 pp., nombreuses illustrations, Ed. Denoel, 1973.

Ce guide est très bien présenté car il donne une énumération de tous les parcs qui existent en France : parcs nationaux, parcs naturels, sans oublier les parcs dont la création est à l'étude. Pour chacun d'entre eux, une brève description du milieu, carte à l'appui. Les renseignements administratifs, les chalets, les portes, les refuges, les itinéraires, tout cela est commenté avec beaucoup de clarté, ainsi que tous les itinéraires permettant de visiter d'une façon plus fructueuse les différentes institutions.

L'ouvrage est fort bien édité et sera de nature à rendre service à tous les naturalistes. Cette publication comble une lacune dans la bibliographie courante.

C. D. D.

S. A. GERLACH and F. RIEMANN, 1973. — **The Bremerhaven checklist of aquatic Nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida (part 1).** *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* (suppl. 4), 1, pp. 1-404.

Ce catalogue d'espèces comprend toutes les familles, sous-familles, genres, espèces et sous-espèces de Nématodes Adenophorea à l'exclusion des Dorylaimida, et la signalisation de toutes les contributions apportées à ces différents taxons dans la bibliographie.

Pour chaque genre, les auteurs signalent les descriptions type, les redescriptions et les mentions faunistiques, en précisant le lieu de récolte, la page et le numéro de figure dans les publications concernées. Toutes les espèces valables et leur synonymie

sont indiquées en accord avec les plus récentes révisions systématiques. Lorsque les auteurs ont une opinion différente, ils expriment leur point de vue. Les synonymies ou combinaisons abandonnées ne sont pas reproduites, mais par contre, les taxons considérés comme *species inquirenda* ou *incertae sedis* le sont.

Le relevé est une publication de référence et ne doit pas être considérée comme un apport de nouveaux résultats. Elle constitue un outil de travail fondamental pour tous les nématologistes. C'est probablement la contribution la plus importante pour le développement de la nématologie, depuis les clés de WIESER (1953-1956), établies à partir de matériel chilien.

J. BALOGH, 1972. — **The Oribatid genera of the World.** Akademiai Kiado, Budapest, 188 pp. + 71 pls. distribué par Entomological Reprint Specialists, p. o. Box, 77.971, Dockweiler Station, Los Angeles, Californie 90.007 (Prix : 17,50 dollars).

L'auteur est bien connu de tous les spécialistes de la microfaune du sol. Il a décrit un grand nombre de formes originales provenant de ses lointaines prospections. En 1961 et 1963, il publiait des clés d'orientation pour les genres du monde et les familles et genres holarctiques.

Après un bref rappel des techniques d'étude, de la terminologie, présenté de façon concise et claire pour les non-initiés mais sans grand détail, on aborde l'usage des tables et les codes qui y président.

Les principaux groupes d'Oribates sont présentés par liste systématique (avec un certain nombre de familles nouvelles).

Les pages 38-135 sont consacrées à des clés de détermination des genres au plan mondial (avec reports aux 71 planches placées à la fin de l'ouvrage. Cet exposé est très concis et les synonymies ne sont point fournies ! A partir de la page 136 commence le catalogue des genres et des générotypes. La distribution générale du genre est fournie, mais non pas celle de l'espèce type.

Quelques synonymes fréquents (pp. 178-180), un index des noms (pp. 181-188) terminent le texte de cet ouvrage et précèdent les 71 planches.

Le livre se présentera comme un excellent aide-mémoire mais l'on peut regretter l'absence de bibliographie qui serait fort utile pour les jeunes chercheurs, et même pour les moins jeunes. Il est possible aussi de se demander pourquoi cet ouvrage ne débouche pas sur un catalogue réel des espèces actuellement connues, même si ce dernier devait être fréquemment tenu à jour !

Nous souhaitons que paraisse cette deuxième étape d'une œuvre qui ne saurait manquer dans la bibliothèque d'aucun laboratoire s'intéressant à la biologie du sol et à l'écologie en général.

C. D. D.

Aline GRENIER SARGOS, 1973. — **Tous les problèmes juridiques des pollutions et nuisances industrielles.** J. Delmas et Cie, Paris, 13, place de l'Odéon, Collection « *Ce qu'il vous faut savoir* ».

Aucune pagination ne figure à l'ouvrage qui est présenté comme un recueil de fiches techniques d'ordre juridique, selon une indexation alphabétique simple.

Les grandes divisions sont les suivantes : les institutions françaises de l'environnement, l'entreprise et la pollution des eaux, l'entreprise et la pollution de l'air, l'entreprise et le bruit, l'entreprise et la protection des sites, aspects internationaux. Un index alphabétique complète utilement cet ouvrage qui sera fort nécessaire à tous ceux qui ont besoin de retrouver rapidement des textes ou des organigrammes. Textes changeants, et c'est pourquoi les éditeurs ont prévu des mises à jour qui seront adressées gracieusement avant la sortie de la prochaine édition. Ce livre est indispensable !

C. D. D.

Jean-Jacques ESPIRAT, Jean GUIART, Marie Salomé LANGRANGE, Monique RENAUD, 1973. — **Système des Titres dans les Nouvelles Hébrides Centrales**

d'Efate aux îles Shepherd. Muséum National. Institut d'Ethnologie, Mémoires X, Musée de l'Homme, Paris, 491 pp.

Etude géologique de la zone prospectée, données rassemblées sur les diverses unités de hiérarchisation sociale, essentiellement par chefferie, et par district, étude sur calculateur d'un réseau de titres gouvernant le système foncier dans le centre des Nouvelles Hébrides. Cette dernière partie est sans doute la plus intéressante pour les écologistes généralistes. La figure 47 synthétise les relations selon des critères absolument non subjectifs et qui, pourtant, recourent en partie ce que sentait le naturaliste ethnologue.

La postface de J. GUIART, part en guerre contre certaines idées reçues ou contre la trop grande rigueur de principes d'écoles. Il est sensible au fait que les concepts d'analyse choisis enchaînent le chercheur non point seulement au niveau de l'élaboration des résultats, mais aussi au niveau de la collecte des données primaires sur lesquelles sera basée cette dernière. Certaines phrases de cette postface méritent, à notre sens d'être citées.

« Dès que l'on considère un groupe social composé de trois familles biologiques, sur deux ou trois générations, les relations sociales qui s'établissent entre eux présentent un caractère de souplesse trop grand pour entrer dans les cadres actuellement offerts, à moins de se complaire au niveau de généralisation auquel aboutissait le fonctionnalisme de Br. MALINOVSKI, et qui consistait en l'affirmation doctorale de vérités d'évidence (cf. sur ce point LEVI-STRAUSS, *Anthropologie structurale*, 1^{re} partie). Le concept fondamental justifiant l'ethnologie en tant que discipline, nous paraît être la reconnaissance de la variation et de la spécificité locale — c'est-à-dire du fait ethnologique et de son éclairage — que nous recherchons par vocation, tant notre discipline doit se défendre de la tentation de vouloir établir des lois scientifiques générales — domaine d'une sociologie plus large — ou d'élaborer un système philosophique dont la raison est à rechercher au niveau de la recherche d'une satisfaction esthétique personnelle ». (Notons d'ailleurs que ne pas vouloir arriver à une satisfaction esthétique personnelle ne saurait constituer nullement

un objectif éthique ou intellectuel... s'il s'agissait d'une raison paracartésienne d'arriver à une satisfaction, la vérité du cheminement cartésien serait faussée dans son essence).

« La satisfaction d'avoir manié comme il le fallait le vocabulaire reçu naît du fétichisme du lexique d'école. Les conséquences nous amènent à réaffirmer notre critique première. Au cours de ces dernières années, un assez grand nombre de travaux voient leur valeur utile, pour l'avenir, considérablement diminuée, du fait de la formulation adoptée, constituée par la constatation non démontrée du rattachement des matériaux à telles catégories préétablies. L'affirmation ne saurait être considérée en soi comme un procédé scientifique, et l'on s'attendrait à plus d'effort de mise en évidence de la validité des jugements portés ! »

Ces remarques sont valables pour tous les naturalistes. Le langage ne fait pas la vérité, et surtout ne la rend pas intéressante. A lire bien des mémoires, on constate que la pensée est plus faible qu'il n'apparaît à la première lecture, et que le texte, bon ou moyen, aurait gagné à être rédigé en termes parfaitement recevables par le citoyen de base.

Certains cercles vicieux seraient ainsi brisés au grand avantage de tous, et, ce qui est le plus précieux, au bénéfice d'une meilleure communication entre spécialistes des diverses disciplines des sciences de l'homme et des sciences de la vie qui devront bien travailler ensemble, réellement, un jour ou l'autre.

C. D. D.

M. A. IONESCU, 1973. — *Biologia Galelor. Monografie cecidologica*. Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, Str. Gutenberg n° 3 bis, sectorul 6, Bucarest, 178 pp., 104 figs.

Monographie régionale des Galles de Roumanie, bien illustrée et fort intéressante pour les écologistes !

C. D. D.

R. DUGUY et D. ROBINEAU, 1973. — *Cétacés et phoques des Côtes de France*. Guide d'identification.

Suppl. juin 1973, Ann. Soc. Sci. Nat. de la Charente-Maritime, 94 pp., 26 pls, 9 figs.

Ce livre était souhaité depuis longtemps. Il comble une lacune qui était regrettable. Présenté de façon très claire, il est utilisable par tous, pour permettre à chacun de localiser dans la nomenclature les espèces qu'il a pu rencontrer. Ceci est si vrai que l'on peut regretter, mais cette lacune sera probablement comblée, que l'édition soit de style un peu « confidentiel ». Bien des citoyens aimeraient le posséder, qui auront bien du mal à se le procurer. Un petit « Que sais-je ? » serait, je suppose, le bienvenu !

C. D. D.

P. REAL *et al.*, 1973. — *Jura vivant*. Editions SAEF. Colmar-Ingersheim, 227 pp., nombreuses illustrations et photos couleurs.

Ce livre constitue une monographie régionale à l'intention du grand public. Les divers milieux du Jura et leurs habitants sont passés en revue : marécages, lacs, étangs, rivières, forêts, milieu alpin. Les principaux groupes sont présentés de façon succincte mais alerte, en se basant sur des exemples bien choisis. L'illustration autant graphique que photographique est excellente. De bons schémas écologiques placent les réalités dans un cadre pédagogique clair. On ne peut que féliciter les auteurs de cette excellente synthèse, (P. REAL, J.-CL. ROBERT, R. GUYETANT, J. Y. CRETIN, J. A. RESTOIN, M. PESSON, J. P. HEROLD, O. PERNOT-VISNTIN, CL. PROUTEAU, J.-CL. ROUGEOT, J. FRANÇOIS, J. MICHEL).

C. D. D.

J. LAMARQUE, B. PACTEAU, F. CONSTANTIN et R. MACREZ, 1973. — *Droit de la protection de la nature et de l'environnement*. 14,5 × 22,5, 974 pp. Prix de vente 110 francs, franco 114,50. Librairie générale de droit et de Jurisprudence. R. Pichon et R. Durand-Auzias, 20, rue Soufflot, Paris V. (C.C.P. Paris, 294.56).

Dès l'avant propos, notre collègue insiste sur le fait que son ouvrage est un ouvrage de droit, que

beaucoup de choses dépendent de l'homme et qu'il faut savoir se garder, en ce qui concerne l'environnement, *des nuisances politiques* ! « La politique ne se situe pas au demeurant dans le but même à atteindre, mais dans les moyens à adopter »...

L'avant propos est riche de pensées qui sont celles du signataire de ces lignes. En certains cas, il les reconnaît si bien qu'il a l'impression, non erronée mais convergente, de les avoir écrites plusieurs années auparavant. Et c'est ce qui fait le charme de ce livre; en dépit du sujet difficile on se retrouve en famille, entre gens qui ont défini des dangers, lutté ardemment, et finalement, on nous le démontre aujourd'hui, n'ont pas été tellement inutiles puisqu'ils ont su faire adopter un droit, mais aussi définir les difficiles linéaments d'une jurisprudence nécessaire mais très réservée et donc fort utile pour l'avenir. Le signataire de ces lignes fait absolument siennes ces conclusions concernant la conférence de Stockholm, et de façon tout à fait contradictoire, à savoir que les deux problèmes fondamentaux sont : *la limitation de la croissance des pays les plus industrialisés et la surpopulation des pays en voie de développement*.

Mais l'ouvrage se présente comme une « Somme » des textes existant sur l'organisation de l'espace et de la protection en fonction des organigrammes extrêmement complexes qui consiste à les accommoder. Les textes de lois sont de ce fait, d'une complexité extraordinaire qui gagnerait beaucoup si une autorité mieux définie présidait à l'organisation de toutes ces bonnes volontés !

Les références sont fournies avec une extrême exactitude. Le découpage des chapitres permettrait de s'orienter raisonnablement dans l'ensemble !

Ce livre est donc fondamental pour tous ceux qui s'intéressent à notre combat, et l'on ne saurait trop en louer l'auteur et ses collaborateurs.

Peut-être peut-on regretter que le rôle de la Société d'Ecologie qui regroupe à peu près tous les écologistes fondamentalistes français soit un peu passé sous silence. C'est sans doute le résultat du fait que notre société est restée en dehors de cette « politi-

que » que l'auteur récusait dans ses prolégomènes. Mais l'avenir permettra de juger. Il n'en résulte pas moins que, par les efforts de tous, un corpus juridique existe désormais et qu'il nous est présenté sous une forme très maniable et élégante.

C. D. D.

J. RUSSEL et GRANT DAVIS. — *Ecology and reclamation of devastated land*. Vol. I, 538 pp. et vol. II, 504 pp. Gordon & Breach, éditeurs. Prix : 25 £ les deux volumes.

Ces deux volumes traitent des résultats d'un colloque qui s'est tenu en Pennsylvanie du 3 au 16 août 1969 dans le cadre d'un colloque d'études avancées de l'Institut d'Ecologie et de remise en végétation des zones cruellement perturbées par l'action de l'homme.

En fait, la plupart des articles sont consacrés aux deux thèmes principaux, à savoir, d'une part, le problème du devenir de tous est toujours perturbé par l'homme, qu'il s'agisse des mines de surface ou des mines de profondeur, ainsi que des remblais au cours des grands travaux.

Bien entendu, le processus d'extraction libère des minéraux souvent rares qui impriment au paysage écologique de nouvelles structures parfois irréversibles, mais il importe de bien comprendre qu'elles ne le sont pas obligatoirement, et que des recherches bien orientées peuvent permettre de trouver un moyen de palier aux dégâts produits par l'industrialisation puisque celle-ci a su faire des efforts méritoires pour produire des éléments qui étaient forts rares. Il y a donc de nombreuses communications dans ces deux volumes sur le problème du recyclage.

D'autre part, un second problème est celui des ordures ménagères et de tout ce qui est rejeté par la civilisation moderne (refuses). On peut dire que les deux volumes fort intéressants sont structurés sur un vaste tour d'horizon des différents problèmes soulevés dans le cadre de ces deux grandes orientations. Bien entendu, le problème de la recolonisation des espèces perturbées est généralement détaillé, mais principalement par des botanistes.

Nous pensons très sincèrement que ces deux volumes devront figurer d'une façon indispensable dans tous les laboratoires qui s'intéressent de près ou de loin à l'écologie et à la protection des milieux naturels sous l'action de l'homme.

C. D. D.

Présentation du Numéro des « Cahiers d'Ecologie Appliquée au Milieu Urbain », consacré à la Défense.

Ce Numéro concerne les études d'Ecologie en milieu urbain menées en vue de l'introduction d'éléments végétaux dans les ensembles d'urbanisme modernes, et en particulier à la Défense, dans le cadre des aménagements réalisés par l'EPAD (Etablissement Public pour l'Aménagement de la Région de la Défense).

Il a été rédigé par un groupe de spécialistes, formé de chercheurs, d'architectes urbanistes et d'ingénieurs, sous l'égide du Ministère de l'Environnement, de l'EPAD, du Museum et de l'INRA. Nous revoons en particulier le nom de notre Trésorier M. TURMEL.

Ce numéro a été préfacé par Monsieur Robert POUJADE, Ministre de l'Environnement, et comporte un éditorial de présentation de M. MILLIER, Président Directeur général de l'EPAD. Les questions abordées intéressent aussi bien l'EPAD que toutes les autres grandes opérations similaires, dans la recherche d'un cadre de vie moderne en vue d'éviter le caractère artificiel trop fréquent de l'urbanisme contemporain et d'arriver à un équilibre végétal-minéral nécessaire à l'homme.

Le problème posé concerne la recherche des conditions d'installation des végétaux sur dalles, dans ses aspects techniques, écologiques et économiques. Il correspond donc au point 29 des fameuses « 100 mesures » du Ministère de l'Environnement.

Après une présentation rapide de l'EPAD, la brochure justifie la nécessité des expérimentations menées sur ce sujet à la Défense, sur financement de l'Etablissement Public.

La réalisation des surfaces plantées sur dalles est en effet très difficile à cause des contraintes auxquelles elles sont soumises : poids des sols à ne pas dépasser, micro-climat défavorable, difficultés d'arrosage manuel et d'entretien, pollution ambiante).

Des connaissances techniques sûres et une analyse détaillée des coûts d'investissement et de gestion sont donc nécessaires.

Les buts des expérimentations actuelles sont donc relatifs :

- au choix des matériaux (sols et végétaux)
- aux techniques de mise en place des végétaux
- à leur entretien
- à la recherche de solutions variées de jardins.

Ultérieurement, ces expérimentations pourront concerner la connaissance bioclimatologique des milieux urbains, l'étude de la pollution sur les végétaux, l'étude des techniques d'arrosage sur sols minces, la recherche de nouvelles formes d'aménagement de paysages, l'observation du comportement des usagers vis-à-vis des plantations.

Les expériences menées ont été relatives aux conditions d'introduction dans la pratique des végétaux sur dalles, selon les thèmes de recherche suivants :

- introduction des plantes herbacées sur sols minces en culture sèche et irriguée
- étude du comportement des mélanges gazonnants soumis à la fréquentation des usagers
- établissement d'écrans d'arbustes
- mesure des conditions micro-climatiques et pédoclimatiques sur dalles.

Le programme réalisé en 1971-1972 est ensuite décrit. Il concerne une surface totale de 2 600 m² d'expérimentations.

Les principaux essais ont été effectués sur les tapis herbacés, car ceux-ci apportent une solution très intéressante au problème posé : possibilité de réalisation sur sol mince par suite de l'enracinement superficiel, facilité d'installation.

Les questions de profondeur et de composition du sol ont été prises en compte ainsi que celles relatives aux variétés, aux effets des traitements et de la fré-

quentation, à l'esthétique, à l'influence des facteurs climatiques.

Des descriptions détaillées des dispositifs d'essais ainsi que des photos sont ensuite données (expérimentations des sols, des espèces, des traitements agronomiques). Les protocoles d'observation du comportement agronomique des plantes et des facteurs climatiques sont précisés.

Enfin un programme de recherches bibliographiques et documentaires en cours permet de bénéficier des expériences étrangères et de définir les secteurs d'applications possibles pour de futures expériences.

tations. Ces expériences sont en particulier en provenance de Suisse, Allemagne fédérale, Belgique, mais leur nombre est cependant relativement faible.

En résumé, cette publication des « Cahiers d'Ecologie Appliquée au Milieu Urbain » consacrée à la Défense permet de faire le point sur les intéressantes expériences menées pour résoudre un problème de la plus haute importance pour la vie de l'homme dans les cités modernes : la création d'un cadre naturel atténuant l'apparence souvent trop sévère des réalisations architecturales.

Didier CERCEAU.

1^{er} Congrès mondial de médecine et biologie de l'environnement

Maison de l'UNESCO, 1-5 juillet 1974

Renseignements auprès de M. le Dr ABBOU, 115, rue de la pompe, 75116 PARIS

Société d'Ecologie

Colloque international sur l'écophysiologie de la méiofaune

Arcachon, 25-29 septembre 1974

Renseignements : Institut de Biologie marine, 2, rue du Professeur Jolyet
33120 ARCACHON (France)

Action de l'Ecologie dans l'aménagement régional

Colloque national. Date probable : mai 1974

S'adresser au Pr Giudicelli, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences,
Place Victor-Hugo, MARSEILLE (3^e)

Thèmes : Restructuration des rivages — Liséré côtier — Situation des étangs —
Incendie de forêts — Situation en Camargue.

Parcs naturels

Colloque national organisé par la section de Marseille. Des renseignements complémentaires seront fournis dans un prochain bulletin.

INFORMATIONS

2^e SALON INTERNATIONAL SUR LA PROTECTION DE LA NATURE ET L'ENVIRONNEMENT

PROTECNA — Rouen, 9-14 octobre 1973

Ce Salon, qui se tient tous les 2 ans, groupe une exposition officielle et privée, d'une part, et des journées de conférences consacrées à des thèmes importants et actuels, d'autre part.

Il est organisé par le COMET, Comité d'organisation de l'ensemble des manifestations de la Ville de Rouen et se tient sur le Parc-expo, dans des halls équipés pour expositions et conférences.

Les participants sont très divers, mais, en majorité, ce sont des spécialistes des théories et des techniques de l'environnement, soit des ministères, des sociétés d'aménagement, de la recherche et de l'enseignement à tous les niveaux, des sociétés privées, etc...; ce sont également des élus.

Les exposants officiels en 1973 étaient, en particulier, les Ministères de l'Environnement, de l'Agriculture et de l'Éducation Nationale; Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Office National des Forêts, Office pour l'Information Entomologique (OPIE), etc..., le Parc régional de Brotonne; les Services de la Ville de Rouen: Urbanisme, Espaces verts, Laboratoire municipal d'analyses, Museum d'histoire naturelle; le Service des Mines; les Associations diverses de protection de la nature, etc..., le Crédit Agricole qui soutient leurs actions.

Les exposants privés représentaient tous les grands secteurs du traitement de l'environnement: urbanisme, paysage, équipement et mobilier urbains, hygiène et traitement des déchets solides, programmes

d'équipement, traitement du bruit et des pollutions de l'air et de l'eau: matériel de contrôle et techniques à divers niveaux. Cette partie du Salon, de type industriel, s'adresse particulièrement aux collectivités, municipalités et industries ayant des problèmes de pollution. Le Ministère du Développement Industriel et Scientifique y participe à ce titre.

Les Journées de conférences, soit « Les États généraux de l'environnement » se déroulèrent selon le programme joint et furent très suivies comme en ont témoigné les débats auxquels elles ont donné lieu. Le 10 octobre fut consacré à 2 grands thèmes: l'automobile et les problèmes qu'elle pose, l'écologie urbaine.

10 octobre. — L'automobile en question (Journée Usine Nouvelle)

Président: M. Maurice BIER, Directeur-Rédacteur en chef de l'usine Nouvelle.

- 9 h: Pollution de l'air, par M. BOUSCAREN (C.I.T.E.P.A.).
Bruit, par M. CASANDJIAN (Ministère de l'Environnement).
Le problème américain, par M. MALLOY (Ambassade des États-Unis).
Atteinte à la santé
Le cas du plomb, par le Dr IMPENS (Faculté des Sciences Agronomiques de l'État, Gembloux).
Changer le carburant, par M. SALE (Institut Français du pétrole).
Arrêter les polluants, par MM. PRIGENT, SUGIER (Institut Français du pétrole).
Changer le moteur, par M. CHAPOUX (Chambre syndicale de l'Industrie automobile).
- 15 h: Un avenir pour la voiture électrique, par M. Jacques GALLOT (Direction générale d'E.D.F.).
L'escalade de la législation en Europe, par M. AUBIN (Chambre syndicale des Constructeurs automobiles).
États-Unis: L'E.P.A. tiendra-t-elle son pari? par M. MALLOY (Ambassade des États-Unis).
Une remise en question des transports, par M. LAMURE (Institut de la recherche des transports).
Débat (Chambre syndicale des constructeurs automobiles).

10 octobre. — Ecologie urbaine

(Journée Société d'Ecologie)

Président : M^{me} G. RICOU.

9 h 30 : Présentation du Groupe de Travail de la Société d'Ecologie : Ecologie urbaine, par M^{me} RICOU (Secrétaire Général Adjoint de la Société d'Ecologie, Maître de Recherches à l'INRA).

Introduction aux problèmes d'animation de la ville, par M. F. LAPOIX (Service de Conservation de la Nature, Muséum National d'Histoire Naturelle).

La nature urbaine : la ville, lieu de développement de l'espèce humaine, par M. R. VILLE (Journaliste).

Les espaces ouverts : une approche des problèmes d'écologie urbaine dans les villes nouvelles, par M. J.-P. MURET (Chargé de recherche, Centre de recherche d'urbanisme).

Mesure du bruit en ville, par M. F. BÉNAUD (Professeur à l'Université de Caen).

15 h : Protection de l'environnement naturel des zones de loisirs péri-urbaines, par M. D. CERCEAU (Chef du Département « Aménagement et Environnement », SODETEG).

Animation des loisirs en zones péri-urbaines, par M. Vincent VITAL (Directeur des Etudes de Setour).

Les règles de domaines en ville : un exemple, par M. J. GINOD (S.E.T.O., Directeur du Centre de formation à l'environnement).

Expérience d'association des habitants à la mise au point du plan d'aménagement communal, par M. B. FONTALRAND (Chargé de Mission auprès du Préfet de Région de Haute-Normandie pour la mise en place du Parc Naturel Régional de Brotonne (remplacé par M. PETETAIN)).

Processus d'extension urbaine et transformation des sites ruraux, par M. J.-P. COLLETTE (Ingénieur Civil Architecte, Ingénieur Urbaniste, Premier assistant à la Section d'Architecture de l'Université de Liège).

La Journée consacrée à l'Ecologie urbaine avait été programmée par le groupe de travail en formation de la Société d'Ecologie. A cause de l'étendue même du sujet, de la diversité des participants et conférenciers, cette Journée était destinée à tester les apports que les personnes intéressées par le sujet pourraient faire au groupe. Les débats furent très fournis ; des interventions étaient de plus, programmées :

— M. VAN PUTTEN, Secrétaire Général de l'Union Internationale des Villes (IULA), qui, au titre des municipalités, a accepté de s'intéresser aux travaux du groupe, et dont la compétence en matière d'environnement est d'un apport certain.

— M. DE SABLET, Société Artur.

— M. BLERY, Institut de Géographie de Rouen.

— M. COOPER, Président de la Fondation pour la reconquête des milieux naturels détruits, dont les expériences concrètes sur la Côte d'Azur sont d'un grand intérêt.

Les observations faites au cours de cette Journée constituent une base de réflexion sur les moyens de monter le groupe de manière opérationnelle.

Le 11 octobre, journée consacrée aux problèmes industriels, rassembla des conférenciers autour de problèmes pratiques, selon le programme joint. En parallèle eut lieu, en première en France, un très large exposé de M. HARUKI SHIMADA, ancien directeur de la section « Planning pour la protection de l'environnement » à Tokyo. Les travaux très importants réalisés au Japon, avec leurs implications économiques et sociales, montrent une prise de conscience et une discipline inexistantes en France.

11 octobre. — Industrie : des technologies propres

Président : M. Maurice BLIN, Directeur-Rédacteur en Chef de l'usine Nouvelle.

9 h : Pourquoi produire propre, par M. MOYEN (Conseil technique au Ministère de l'Environnement).

Le recyclage total, par M. Jacques BERNARD (Société Degremont).

La valorisation des déchets, par M. MAZODIER (Société Bature).

L'ingénierie de l'environnement, par MM. CORAJOU, JENTAZ (Société Batelle).

L'ingénierie de l'environnement, par M. MAHIBUX (Société Seretec).

Aide de l'Etat pour l'inventeur et l'industriel, par M. DOUILLET (D.G.R.S.T.).

Blanchiment de la pâte à papier, par M. Paul REROLLE (Air Liquide).

14 h 15 : L'énergie solaire demain, par M. GLASER (Vice-président d'Arthur D. Little).

Recyclage total à Castelsajoux, par M. MARÉCHAL (Isorel à Castelsajoux).

Une cimenterie propre, par M. DE LA TOUSCHE (Relations Extérieures Lafarge).

Surélévation des panaches de fumée, par MM. CHASSAING, CLARIA (Institut national polytechnique de Toulouse).

La désulfuration des centrales, par M. Jean DURANDY (Institut français du pétrole).

Débat, par M. SERVAN (Technologie de l'environnement industriel et des mines), M. BURGAUD (Ministère de l'environnement).

Le 12 octobre était consacré, d'une part à la présentation du réseau de mesure de la pollution atmo-

sphérique à Rouen qui vient d'être installé sous le contrôle du Service des mines, d'autre part à la concertation des agences d'urbanisme organisée par la SORÉTUR, avec la participation des Maires des grandes villes de France.

12 octobre. — Rouen, première ville française du contrôle continu de la pollution atmosphérique

10 h : Présentation du réseau de Rouen, par M. le Directeur Maxime MAGNIAUX, Vice-président du Conseil général de Seine-Maritime, Président de l'Association pour la mise en œuvre du Réseau d'Etude, de Surveillance et d'alarme pour la Prévention de la Pollution atmosphérique en Basse-Seine (zone rouennaise).

Le réseau d'étude, de surveillance et d'alarme; sa conception, son fonctionnement, par M. J.-M. FOLZ (Ingénieur des Mines, Secrétaire Général de l'Association).

Présentation technique du réseau, avec la participation de M. F. CARIVE, directeur technique, C.G.A. M. OBERT, SERES.

Les autres systèmes dans le monde, par M. BENARIE (Chef du Service Pollution Atmosphérique, IRCHA).

15 h : Les possibilités de contrôles continus spécifiques de la pollution atmosphérique par voie chimique automatique, par M. Louis DERVIN (Chef de Laboratoire, Cie Technicon).

Site de Lacq, Equipement de contrôle automatique de la pollution d'un site industriel, par M. BONOMETTI (Ingénieur C.N.A.M. Laboratoire Cirm de Lacq).

Mesures du No, Nox et H₂S par analyseurs électrochimiques, par M. FILSJEAN (Chef de Service du Département Analyses Hartmann et Braun, France).

Contribution de l'analyse automatique à l'étude des brouillants oxydants, par M. Chollet, ingénieur I.C.P.I. Recomat S.A.

A partir de 16 h 30, visite (par groupe de 20 personnes maximum) de la Salle de contrôle du Réseau de Rouen (Commentaires de M. J. FOLZ).

12 octobre. — 1^{re} rencontre nationale d'agences d'urbanisme d'agglomération (Journée SORÉTUR)

15 h : Table ronde sur le thème *La mise en œuvre des schémas d'aménagement et d'urbanisme*.

Participants autour de la table :

- Une délégation de directeurs d'Agences d'Urbanisme;
- Une délégation des Maires et Présidents de Communautés Urbaines ayant une agence;

dans la salle :

- Ingénieurs, techniciens, journalistes, hauts-fonctionnaires, urbanistes, architectes, usagers, universitaires, économistes, juristes, géographes, élus locaux, etc...

Présentation du thème :

Depuis le vote de la loi d'Orientation Foncière en 1967, de nombreuses agences d'urbanisme d'agglomération élaborent, con-

jointement avec les responsables politiques et administratifs locaux, les schémas Directeurs d'Aménagement et d'Urbanisme.

Plusieurs grandes agglomérations disposent maintenant d'un SDAU, officiellement approuvé par les collectivités locales et par l'Etat.

Administrations, Collectivités Locales et Agences d'Urbanisme sont maintenant au pied du mur.

Comment réaliser ces vastes projets ?

Quels sont les problèmes posés à ces hommes qui ont la lourde charge de réaliser l'environnement urbain des grandes villes françaises, c'est-à-dire le cadre de vie future de l'essentiel de la population française de 1985 ?

Pour la première fois en France, au cours de cette rencontre, les responsables locaux et les techniciens des agences d'urbanisme s'interrogent publiquement.

Au-delà de l'événement, cette rencontre est une étape importante dans la mise en place d'une véritable politique urbaine française.

Il serait intéressant de développer les thèmes qui avaient été retenus, le 13 octobre, lors de l'organisation de la Journée sur l'alimentation sous l'angle de la quantité et de la qualité, car ils ont été très suivis. Disons seulement qu'ils ont fait le point sur l'état actuel des principaux problèmes qui se posent, la compétence des conférenciers permettant un très large tour d'horizon.

13 octobre. — Pourra-t-on encore se nourrir pour vivre ? (Journée INRA)

Mainée :

Président, M. le Professeur René TRUHAUT (Directeur du Laboratoire de toxicologie et d'hygiène industrielle, Faculté des Sciences pharmaceutiques et biologiques de Paris-Luxembourg).

9 h 30 : *La production agricole : qualité ou quantité ?*

— *Engrais, environnement et production*, par M. Y. COIC (Directeur de la station de physiologie végétale, I.N.R.A.).

— *Problèmes économiques : le prix des aliments*, par M. J. LE BIHAN (remplacé par M. SYLVANDER) (Directeur du Laboratoire de Recherches Economiques pour les Industries agricoles et alimentaires, I.N.R.A.).

— *Valeur des aliments et santé du consommateur* (par M. le Professeur GOUNELLE de PONTANEL, Directeur du Centre de Recherches Foch).

— *Alimentation et Défense du consommateur*, par M. A. GAUSSEL (Ingénieur Agronome, Directeur du Bulletin d'information du laboratoire coopératif d'analyses et de recherches).

Après-midi :

15 h :

Président, M. A. FRANÇOIS (Directeur du C.N.E.R.N.A., Directeur de recherches à l'I.N.R.A.)

*Additifs et résidus de pesticides, antibiotiques
et métaux dans l'alimentation*

- *La coloration des aliments dans ses rapports avec la santé publique*, par M. le Professeur R. TRUHAUT (Directeur du laboratoire de toxicologie et d'hygiène industrielle).
- *Données sur la contamination des produits végétaux par les pesticides*, par M. HASCOET (Laboratoire de phytopharmacie, Maître de Recherches à l'I.N.R.A.).
- *Résidus d'antibiotiques et autres additifs dans les viandes, œufs et lait (sauf pesticides)*, par M. le Professeur R. FERRANDO (Service de Nutrition et d'Alimentation, Ecole nationale vétérinaire d'Alfort).
- *Contamination des milieux limniques et océaniques par les métaux lourds*, par M. le Professeur F. RAMADE (Professeur de Biologie Animale à l'Université de Paris-Sud).

La dernière Journée fut consacrée à l'éducation et à l'information. Elle fut particulièrement intéressante par les confrontations qui eurent lieu entre les enseignants chargés de l'éveil des élèves à l'environnement.

**14 octobre. — Sensibilisation à l'environnement
Education - Animation - Information**

Président : M. Jean-Pierre RIBAUT (Chef de la Division de l'Environnement et des Ressources Naturelles, Conseil de l'Europe).
Animation : M. F. LAPOIX, Service de conservation de la Nature, Muséum d'Histoire Naturelle.

Matinée : 9 h 30

- *Classes de Nature et Environnement rural*, par M. B. TISSIER (Secrétariat d'Etat auprès du Premier Ministre, chargé de la Jeunesse, des Sports et des Loisirs).
- *Quelques thèmes d'information autour de l'Environnement*, par M. Pierre PELLERIN (Président de l'Association des Journalistes Ecrivains pour la Protection de la Nature).
- *L'Education et l'information - bases indispensables de l'Ouverture du Monde Rural*, par M. le Professeur G. TERSEN, chargé de mission (Institut pour le développement forestier).

- *L'Enseignement de l'Environnement dans le Secondaire*, par Mme BÉNAUD (Secrétaire Générale aux Relations Extérieures de l'A.P.B.G.) (Association des Professeurs de Biologie et de Géologie de l'Enseignement public).

Après-midi : 15 h

- *Enseignement de l'Environnement au Niveau Universitaire*, par M. le Professeur V. LABEYRIE (Directeur du Centre d'Etudes Supérieures d'Aménagement de Tours, Directeur du Laboratoire d'Ecologie et de Biocoenotique expérimentales (remplacé par M. VERRIERES)).
- *Les activités d'éveil à l'école maternelle*, par Mme DELAINAY (Inspectrice Générale au Ministère de l'Education Nationale, chargée des Ecoles Maternelles).
- *La sensibilisation à l'écologie et à l'environnement dans l'enseignement agricole*, par M. Daniel LABBY (Inspecteur général de l'Enseignement agricole).

Conclusions, par M. BERNARD (chargé de Mission près du Ministère de l'Environnement).

DEBATS

A l'occasion de la réunion d'un certain nombre de spécialistes, des réunions autres se sont ajoutées aux précédentes, notamment l'une organisée par l'atelier d'étude et d'aménagement de l'espace (2 AE) sur « Equipement et aménagement des jardins publics, aires de jeux et espaces verts ».

En résumé, un large tour d'horizon sur de grands problèmes de l'environnement qui a permis de nombreux échanges de vue. En même temps, la présentation de cas concrets, comme la pollution chimique des forêts qui entourent Rouen, mais aussi la présentation d'appareillages qui pourraient réduire cette pollution, et celle d'études au niveau des organismes de recherches comme l'INRA qui exposait des exemples précis de son action et du matériel adapté résultant de ces études.

G. RICOU.

1^{er} Congrès international d'Ecologie

La Haye, 8-14 septembre 1974

Organisé par le Professeur Dr W. H. van DOBBEN,
Netherland Congress Centre P. O. Box 9000, LA HAYE (Pays-Bas)

Informatique et environnement

20-22 mai 1974, Arlon, Belgique

Organisé par la fondation Universitaire Luxembourgeoise,
140, rue des Déportés, 6700, ARLON (Belgique)

ACTIVITÉS DE LA SOCIÉTÉ

Le premier Colloque scientifique organisé par notre Société s'est tenu à Montpellier du 30 mai au 2 juin 1973, sur le thème : « Les rapports sols organismes dans les écosystèmes ». Ce Colloque, organisé par notre Collègue P. LOSSAINT, directeur de recherches au Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis Emberger a été un grand succès. Il a réuni 132 participants et 42 communications ont été présentées. Le 30 mai a été consacré à une visite du C.E.P.E. et de ses stations expérimentales de terrain de la Madeleine et du Puech du Juge, ainsi qu'à une conférence du Professeur Ellenberg sur le thème « La végétation et les milieux des Andes tropicales ». Les communications et les discussions ont eu lieu les

31 mai et 1^{er} juin. Enfin le 2 juin une excursion en autocar a conduit les participants jusqu'au sommet de l'Aigoual. Ils ont pu prendre connaissance ainsi avec la végétation et les sols des garrigues languedociennes, des Cévennes et des Grands Causses, sous la direction de P. Bottner, F.R. Warembourg et P. Lossaint. Un livret guide préparé à leur intention et un résumé des communications avaient été imprimés par les soins du C.E.P.E.

Il faut, au nom de la Société d'Ecologie, remercier et féliciter notre collègue P. LOSSAINT de cette belle réalisation. Et aussi souhaiter qu'une autre bonne volonté se manifeste pour organiser cette année un autre Colloque dans le cadre de la Société d'Ecologie.



Premier colloque de la Société d'Ecologie sur les rapports sols — organismes dans les écosystèmes
Montpellier, 30 mai - 2 juin 1973

GROUPE D'ÉCOLOGIE URBAINE

La journée d'Ecologie Urbaine du Salon PROTECNA, qui a eu lieu le 10 octobre à Rouen, a été organisée par le Groupe spécialisé de notre Société.

Elle a permis de présenter officiellement les objectifs du Groupe de travail et des exposés sur divers aspects écologiques concernant la Ville. Vous pouvez lire par ailleurs le compte rendu de cette manifestation.

Rappelons que l'écologie étant la science de la vie dans les milieux, l'écologie urbaine est l'étude de la vie dans la ville, considérée comme un écosystème. L'Homme en est l'élément central; il est soumis aux facteurs physiques et biotiques qu'il a créés et qui, réciproquement, interagissent sur lui.

Le groupe de travail se propose de faire la synthèse des divers facteurs constituant l'écosystème et de rechercher les moyens capables d'intégrer l'homme à cet écosystème urbain.

Il s'adresse aux membres de la Société susceptibles d'être intéressés, en leur demandant de bien vouloir manifester leur intérêt pour une participation active éventuelle, celle-ci consistant tout d'abord à nous proposer un thème précis de réflexion se rapportant à un aspect de l'écologie urbaine. Nous demandons de bien vouloir se limiter à un seul thème pour chacun de ceux qui voudront bien répondre, de façon à faire un choix de deux ou trois thèmes finalement parmi ceux qui seront proposés.

Le Groupe ne peut envisager de faire de la recherche sur ces thèmes, par suite des activités de ses membres, mais s'oriente vers un travail de synthèse des parutions sur ces sujets suivi de présentation d'Analyses critiques et de réflexions dans le cadre de Mises au point de dossiers résumant le point de vue des écologistes urbains.

Les propositions de thème doivent nous parvenir pour le 20 juin 1974, dernier délai.

G. RICOU, D. CERCEAU.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME IV

Articles originaux

C. ALAUZET. — Etude de la zone préférentielle de ponte de <i>Pissodes notatus</i> (F.) (Coléoptère, Curculionide) sur <i>Pinus maritima</i> en l'absence de tout autre parasite	144
M. AMANIEU et G. LASSERRE. — Stocks et biomasse en 1972 des Daurades O ⁺ (<i>Sparus auratus</i> L. 1788) de l'étang de Prévost à Palavas (Hérault - France).	132
L. CABIOCH (Cf. VOVELLE).	
C. CAZAUX. — Cycle et distribution des larves de Polychètes; caractères du méroplankton des différents types de masses d'eaux du Bassin d'Arcachon.	257
C. CHARARAS. — Recherches écophysiologiques sur les <i>Cryphalus</i> , Coléoptères Scolytidae parasites spécifiques des Conifères	277
Y. COINEAU. — Les Caeculidae (Acariens Prostigmates). Quelques aspects de leurs particularités éco-éthologiques	329
P. CORDONNIER. — Premières données sur l'avifaune	68
A. COUDRET. — Transpiration, teneur en eau et en sodium chez quelques halophytes sahariennes. Action des antitranspirants	87
R. DAJOZ. — La dynamique des populations exploitées: le cas des poissons marins	121
C. EMIG. — Ecologie des Phoronidiens	339
A. FAYARD. — Les Mammifères	78
M. FAUSSURIER. — Quelques données concernant trois lacs du Bas-Bugey	63
N. GOURBAULT. — Habitat des planaires en milieu souterrain	225
C. JACQUIOT. — Un problème d'écologie appliquée: la gestion et la sauvegarde des forêts françaises	203
V. LABEYRIE. — Crise de l'environnement et rôle des Universités	1
P.J. LABOURG et B. STEQUERT. — Régime alimentaire du Bar <i>Dicentrarchus labrax</i> L. des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon	187
G. LASSERRE (Cf. AMANIEU).	
A. LAURIAT. — Interprétation d'un dépôt coquillier d'âge récent sur la plage des Baronnetts près le Grau du Roi	289
P. LE GALL (Cf. VOVELLE).	
C. MARTIN (Cf. SAINT GIRONS).	
A. MONTFORT. — Utilisation du fentanyl citrate pour la capture de Damalisques (<i>Damaliscus korrigum</i>) au Parc National de l'Akagera (Rwanda)	195
J.F. PONGE. — Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude des variations annuelles dans les populations de microarthropodes	319
P. REAL. — Aperçu concernant les Lépidoptères dans le Bugey méridional	83

J.C. ROBERT. — Description d'un piège entomologique lumineux directionnel et automatique	215
M.C. SAINT GIRONS et C. MARTIN. — Adaptation du régime de quelques Rapaces nocturnes au paysage rural, Les proies de l'Effraie et du Moyen Duc dans le département de la Somme	95
H. SANDOZ. — Un abri météorologique pour l'enregistrement du microclimat au niveau des végétaux	209
B. STEQUERT (Cf. LABOURG).	
Y. et D. TUPINIER. — Chiroptères	75
G. VANNIER. — Incidence du climat sur les Microarthropodes d'un sol forestier en région tempérée. II. Relations faune-climat	151
J. VOVELLE, L. CABIOCH et P. LE GALL. — Rapports du Polychète tubicole <i>Lagis koreni</i> Malmgren avec son sédiment, d'après quelques récoltes normandes	297
Résumés de Thèses	31, 249, 365
Analyses d'ouvrages	27, 255, 373
Activités de la Société	55, 239, 391
Informations	57, 245, 387
Colloques et Congrès	9
Revues d'Ecologie	12

